А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ LI

1

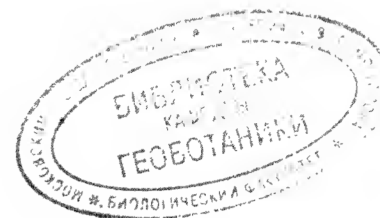
ЯНВАРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1966 ЛЕНИНГРАД

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р



БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОРГАН ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ТОМ LI

ВЫПУСКИ 1–6



И З Д А Т Е Л Ь С Т В О «Н А У К А»

М О С К В А 1 9 6 6 Л Е Н И Н Г Р А Д

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 51 (1966) № 1

Адрес редакции: Ленинград, П-22, ул. проф. Попова, 2
Всесоюзное ботаническое общество, редакция «Ботанического журнала»

УДК 576.11 : 582.33

Д. К. Зеров

ВОПРОСЫ ФИЛОГЕНИИ ПЕЧЕНОЧНИКОВ *(HEPATICOPSIDA)*

(Получено 8 V 1965)

По-видимому, нет другой группы растительного мира, о происхождении и эволюции которой существовали бы в настоящее время столь противоречивые представления, как о печеночниках. По этому вопросу есть два крайних мнения. Согласно первому, восходящему к Лейтгебу (Leitgeb, 1881), и позже поддержанному и развитому рядом авторов — Ундервудом (Underwood, 1894), Шиффнером (Schiffner, 1893—1895, 1917), Бауэром (Bower, 1908, 1935), Кейверсом (Cavers, 1910—1911), Кемпбеллом (Campbell, 1905, 1907, 1925, 1940), К. И. Мейером (1922, 1947), Циммерманном (Zimmermann, 1930—1959), Фрайем и Кларком (Frye a. Clark, 1937—1947), Смитом (Smith, 1938—1955), Мюллером (Müller, 1951—1958), Реймерсом (Reimers, 1954), Л. В. Кудряшовым (1962) и другими, печеночники произошли от первичных мохообразных, возникших из водорослей, и эволюция среди них шла от простых талломных форм, с одной стороны, к сложным талломным, а с другой, — к листостебельным формам. Согласно другому мнению, впервые высказанному Веттштейном (Wettstein, 1903), историческое развитие печеночников шло регрессивным путем — от более сложных форм к простым, талломным. Сторонниками этого мнения являются Черч (Church, 1919), Кашьяп (Kashyap, 1919), Фердорн (Verdoorn, 1932), Эванс (Evans, 1939), Хаскелл (Haskell, 1949), Тахтаджян (1950, 1953, 1956), Шадефо (Chadefaud, 1960), Шоо (Soó, 1961) и др.

Выводы ряда авторов по филогении печеночников[1] определяются в значительной степени их взглядами на положение мохообразных вообще и печеночников в частности в системе растительного мира и не всегда основаны на объективном рассмотрении фактического материала. Так, сторонники теории происхождения мохообразных и папоротникообразные от примитивных зеленых водорослей и их эволюции двумя имеющими общие корни стволами обычно признают прогрессивное в основном развитие печеночников. Те же ученые, которые производят мохообразные от папоротникообразных, в частности от псилофитов, обычно рассматривают печеночники как регрессивный ряд, в котором эволюция шла от листостебельных форм к талломным (хотя, следуя Веттштейну, они допускают прогрессивную эволюцию в пределах листостебельных юнгерманний и в классе *Musci*).

Проблеме взаимоотношений между мохообразными и представителями других отделов растительного мира мы посвятили специальную статью (Зеров, 1951). Поэтому, не рассматривая детально этот вопрос,

[1] Русские названия таксонов не являются общепринятыми и нуждаются в унификации. Названия таксонов, употребляемые в статье Д. К. Зерова, могут быть приняты в качестве одного из вариантов для разработки системы русских названий. (*Примечание редакции*).

остановимся только на мнениях, высказанных в последние годы. Из авторов, придерживающихся взглядов о происхождении мохообразных от папоротникообразных, упомянем Христенсена (Christensen, 1954, 1957), Стейнбека (Steinböck, 1954), Шадефо (1950, 1960) и Шоо (1961). Стейнбек обосновывает происхождение мохообразных от папоротникообразных главным образом предполагаемым более молодым возрастом мохообразных. Он считает, что гаметофит печеночников произошел из заростка папоротникообразных, а спорогон является новообразованием. Вместе с тем он рассматривает спорогон мхов как редуцированный спорофит папоротникообразных. Христенсен полагает, что исходная форма архегониатных должна была обладать изоморфным чередованием поколений, а мхи возникли в результате развития паразитизма и неотении из первичных папоротникообразных. Христенсен ссылается на работу Шадефо (1950), который, основываясь на значительном развитии гаметофита у псилотовых, полагает, что мохообразные и папоротникообразные произошли от общих предков, подобных современным псилотовым; эти предки имели сходные гаметофит и спорофит листостебельного строения. Полемизируя со Стейнбеком и Христенсеном, Циммерманн (1955, 1958) приходит к выводу, что общие предки архегониальных растений были талломными растениями типа водорослей (также, как и древние архегониальные растения, которые были талломными).

Другие авторы, подобно Циммерманну, выводят мохообразных из водорослей (Mehra a. Handoo, 1953; Cronquist, 1960). Проскауер (Proskauer, 1960) отмечает наличие спиральных утолщений у оболочек клеток внешнего слоя колонки у некоторых антоцеротовых и сходство спор антоцеротовых и горнеофитона. Исходя из этого, он высказывается за происхождение антоцеротовидных и риниевых от общего ствола. Он также предполагает, что спорогон антоцеротовых произошел в результате редукции и специализации из спорофита типа *Horneophyton*. В то же время он не возражает против допущения Мехра и Ханду (Mehra a. Handoo, 1953) о происхождении антоцеротовидных и риниевых от одного ствола — «Antho-rhyniaceae», имеющего общие корни с печеночниками.

Не останавливаясь на филогенетических связях мохообразных с другими отделами растительного мира, рассмотрим более подробно вопросы эволюции в пределах класса печеночников.

Начнем наше рассмотрение со свидетельства палеоботаники. В течение последних десятилетий собран значительный палеоботанический материал, который проливает свет на геологическую историю мохообразных вообще и печеночников в частности. Палеоботанические данные дают основание для вывода, что мохообразные существуют с первой половины палеозоя и что основные их классы обособились по крайней мере в силуре, а может быть еще раньше (Савич-Любицкая и Абрамов, 1958, 1959). В пользу этого допущения говорят данные С. Н. Наумовой (1949, 1950, 1953), которая в нижнекембрийских и нижнесилурийских отложениях Прибалтики и в девонских отложениях Центральной платформы европейской части СССР обнаружила споры типа мохообразных и папоротникообразных, а также исследования Нокс (Knox, 1949, 1950), обнаружившей в отложениях продуктивного карбона Великобритании споры мохообразных, в частности антоцеротовидных[1] и маршанциальных. Большого внимания заслуживают также указания Козловского и Грегуша (Kozłowski a. Greguss, 1959, Greguss, 1961) на остатки примитивных талломных наземных растений, которые авторы считают предшественниками мохообразных; эти остатки обнаружены в ордовичских известковых валунах, занесенных в Польшу из Прибалтики во время четвертичных оледенений.

---

[1] Споры, описанные Нокс как принадлежащие антоцеротальным, может быть являются спорами горнеофитона (см. Proskauer, 1960).

В первой половине палеозоя несомненно существовали многочисленные организмы, занимающие промежуточное положение между водорослями и наземными архегониальными растениями, систематическое положение которых остается неопределенным. Примером их может служить описанная Даусоном и позже изученная Арнольдом *Protosalvinia* (Arnold, 1954).

Несомненные остатки мохообразных известны из карбона (Renault et Zeiller, 1888; Lignier, 1914; Walton, 1925, 1928); причем остатки печеночников, описанные под названием *Hepaticites*, обнаруживают тесные связи с современными метцгериальными (Harris, 1939). Остатки маршанциальных указываются из пермских отложений (Залесский, 1937).

Для мезозоя известна находка *Hepaticites cyathodoides* в триасовых отложениях Ю. Африки (Townrow, 1959). В триасовых отложениях Англии (рет) в середине прошлого столетия был обнаружен организм, описанный Букменом (Buckman, 1850) под названием *Naiadita lanceolata*. Гаррис (Harris, 1938, 1939) дал детальное его описание и отнес его к риелловым (*Riellaceae*). Для мезозоя (триас-юра) он же указывает 4 вида *Hepaticites*, близких к современным метцгериальным (Harris, 1939). Из ретско-лейасских отложений Швеции Лундблад (Lundblad, 1954) описала представителей порядка *Marchantiales*—*Ricciopsis florini*, *R. scanica* и *Marchantiolites porosus*. В этой же работе по спорам был описан *Ricciosporites tuberculatus*. Однако Лундблад позже высказала сомнение в правильности отнесения этих спор к риччиевым (Lundblad, 1959). Ископаемые остатки *Jungermanniales* с достоверностью известны только с третичного времени, когда существовали уже современные роды *Plagiochila*, *Marshesinia*, *Porella*, *Radula*, *Frullania*, *Lejeunea*. Существование в третичное время современных родов юнгерманниальных свидетельствует о том, что этот порядок развился значительно раньше. В пользу этого говорит и то, что из верхнемеловых отложений США был описан *Jungermannites cretaceus* (Berry, 1919) с признаками листостебельных *Jungermanniales*, хотя некоторые авторы и высказывают сомнения в принадлежности соответствующих остатков к печеночникам вообще (Steere, 1946).

Таким образом, наиболее древние достоверные остатки печеночников известны из палеозойских отложений (карбон). Существовавшие в то время печеночники были талломными растениями, близкими к современным метцгериальным. Позже (пермь-триас) появились настоящие маршанциальные, и только, возможно, ко второй половине мезозоя относится появление типичных листостебельных юнгерманниальных. Современные палеоботанические данные дают основания считать, что из существующих ныне печеночников простые талломные формы метцгериальных, а возможно также сферокарповых и антоцеротальных, стоят ближе всего к первичным мохообразным и что их простое строение не является результатом упрощения более сложного вегетативного тела, а унаследовано от древних талломных предков.

Исходя из данных сравнительной морфологии вегетативных органов печеночников, казалось бы на первый взгляд естественным предположить, что эволюция в этой группе растительного мира шла от форм с простым талломом к более сложным формам, и что низкоорганизованные организмы типа сферокарпа, риккардии и антоцерота стоят ближе к исходным формам, чем высокоорганизованные представители маршанциальных и юнгерманниальных. Однако нельзя забывать, что вегетативные органы, наиболее связанные со средой, легче всего реагируют на ее изменения, поэтому редукция вегетативных органов — явление очень распространенное. В силу этого в отдельных случаях бывает очень трудно решить, является ли простота строения органа первичной или результатом его вторичного упрощения.

Сторонники концепции регрессивного развития печеночников в подтверждение своих взглядов приводят следующие доводы.

Веттштейн (1903) считал основной причиной регрессивного развития в классе печеночников переход листостебельных форм юнгерманниальных к плагиотропному росту, результатом чего, по его мнению, явилась редукция листьев и превращение стебля в талломное образование. Доказательством происхождения талломных маршанциальных от листостебельных форм, по Веттштейну, является наличие брюшных чешуек, которые он считал рудиментами листьев. Позже Кашьяп (1919) указал на наличие редукционных рядов у маршанциальных. Эванс (1939), кроме того, ссылается на наличие листообразных чешуек на верхней поверхности таллома у *Pallavicinia* и *Symphyogyna*, а также на существование в порядке листостебельных юнгерманниальных форм с редуцированными листьями (*Zoopsis*, *Pteropsiella*, *Schiffneria*).

Гебель (Goebel, 1930) провел детальное изучение брюшных чешуек у маршанциальных и у метцгериальных (*Blasia*, *Calycularia*). Он пришел к выводу, что эти чешуйки в своем происхождении тесно связаны со слизистыми железками (Schleimpapillen) и никоим образом не могут считаться редуцированными листьями. Что же касается листообразных чешуек на верхней поверхности таллома у представителей сем. *Dilaenaceae*, то они являются выростами средней жилки таллома и по происхождению напоминают перихеции (обвертки), окружающие гаметангии (Müller, 1951 : 86—87).

Не вызывает никакого сомнения, что переход от ортотропного роста к плагиотропному мог вызвать и вызвал анизифиллию — различие в форме боковых и брюшных листьев, а иногда и редукцию последних; однако полное исчезновение листьев и превращение листостебельного побега в таллом никоим образом не является обязательным следствием плагиотропного роста. Доказательством этого является наличие многочисленных процветающих родов и семейств листостебельных юнгерманниальных с плагиотропным ростом, у многих представителей которых не только не наблюдается исчезновения листьев, а наоборот — усложнение их строения (*Scapania*, *Porella*, *Radula*, *Frullania*, *Lejeuneaceae* и др.). Правда, иногда в процессе эволюции и приспособления к определенным условиям существования у *Jungermanniales* действительно происходит редукция листьев на вегетативных побегах (*Zoopsis*, *Pteropsiella*, *Schiffneria*), и протонематическая стадия приобретает господство над листостебельной (*Protocephalozia*, *Metzgeriopsis*), однако у таких родов побеги, несущие половые органы, всегда имеют листостебельное строение; Гебель после рассмотрения всех этих случаев, пришел к следующему выводу: нет никаких убедительных оснований считать, что все талломные формы произошли от листостебельных (Goebel, 1930 : 738). Он обращает внимание на тот факт, что у листостебельных форм при прорастании споры на первых стадиях развития проростка обычно наблюдается талломное строение. Упрощение строения таллома маршанциальных, проявляющееся в редукции воздушных камер или основной ткани, Герцог (Herzog, 1925 : 25) и Гебель (1930 : 760—762) объясняют условиями избыточной влажности.

Описанные примеры упрощения строения вегетативного тела у печеночников говорят о том, что на протяжении многих миллионов лет в процессе их эволюции, как и в других группах растений, были возможны случаи регрессивного развития, связанные с приспособлением к определенным условиям среды; однако эти случаи никоим образом не свидетельствуют о том, что все талломные формы печеночников произошли от листостебельных и что эволюция в этой группе растений шла по линии упрощения строения с переходом от листостебельных форм к талломным.

Кроме простоты вегетативного тела печеночников, в пользу признания первичности их талломного строения говорит также наличие в роде *Riccardia* внутриклеточных выводковых телец, образование которых сходно с образованием зооспор у водорослей. Аналогичным с водорослями является также образование «придаточных побегов» у видов метцгерии, возникающих в результате деления содержимого материнской клетки (Goebel, 1930 : 807—809).

Основной функцией спорогона является продуцирование спор, в отношении питания он гораздо менее, чем гаметофит, зависит от условий среды. Поэтому строение спорогона может дать более надежные данные для выяснения вопроса о примитивности или вторичности той или иной группы печеночников.

Как известно, наиболее простое строение спорогона характерно для сферокарповых и риччиевых. Слабая морфологическая дифференциация, однослойная стенка, клетки которой лишены утолщений, примитивный способ освобождения спор, отсутствие элатер, которым у сферокарповых соответствуют стерильные археспориальные клетки, — все это является определенным свидетельством в пользу примитивности их спорогона.

В других порядках печеночников мы наблюдаем спорогоны более сложного строения, имеющие ряд приспособлений для распространения спор в воздушной среде. Так, у маршанциальных коробочка спорогона имеет однослойную стенку и только верхняя ее часть бывает многослойной, однако у большинства родов имеются утолщения стенок коробочки; почти у всех родов, кроме примитивного рода *Corsinia*, хорошо развиты элатеры; разнообразны способы освобождения спор, причем у некоторых форм верхняя часть коробочки обособляется в виде крышечки. У маршанциальных мало развита ножка спорогона, но это компенсируется развитием подставки — карпофора.

У гапломитриальных спорогон с хорошо развитой ножкой; коробочка его, кроме верхней части, имеет еще однослойную стенку, но клетки с утолщениями оболочек. Коробочка раскрывается двумя-тремя, иногда четырьмя створками; кроме спор, имеются элатеры — свободные и прикрепленные ко дну коробочки и к концам створок.

Наиболее сложным строением коробочки характеризуются метцгериальные и юнгерманниальные. У представителей этих порядков стенка коробочки многослойная, с утолщениями (кроме рода *Blasia* из метцгериальных), обычно раскрывается четырьмя створками (только в сем. *Codoniaceae* из метцгериальных она распадается на неправильные куски); кроме спор, образуются элатеры — свободные и иногда прикрепленные (*Aneuraceae*, *Pelliaceae*, *Metzgeriaceae* из метцгериальных и подпорядок (*Frullaniineae* из юнгерманниальных).

Своеобразно строение спорогона у представителей семейств антоцеротовых; он характеризуется вторичным ростом за счет меристемы, находящейся в его основании, наличием колонки и устьиц.

Не останавливаясь на оценке особенностей спорогона антоцеротовидных, которые мы рассматриваем как отдельный класс мохообразных, можно констатировать, что наиболее простые спорогоны характерны для порядка сферокарпальных и семейства риччиевых из маршанциальных; много примитивных черт в спорогонах маршанциальных, гапломитриальных и некоторых метцгериальных (*Codoniaceae*); наиболее сложны спорогоны у прочих метцгериальных и юнгерманниальных.

Большой интерес для филогении представляют данные кариологии. Правда, в настоящее время они сводятся в основном к сведениям о числах хромосом и их морфологии, однако накопленный в результате работ Гейтца, Лорбеера, Мехра, Проскауера, Татуно и других исследователей материал по кариологической характеристике печеночников позволяет сделать ряд выводов и обобщений в области их филогении.

По данным Татуно (Tatuno, 1959), наименьшее количество хромосом среди печеночников имеет *Takakia lepidozioides*; для нее характерно $n=4$ (кариотип$=2V+2J$). Татуно подчеркивает, что такое же количество хромосом имеют некоторые улотрихальные водоросли, например *Ulotrix zonata* и *Draparnaldiopsis indica*.

В порядке маршанциальных основными числами хромосом являются $n=8$ (*Riccia*) и $n=9$ (большинство родов порядка *Marchantiales*). Кроме того, в этом порядке известны случаи удвоения и утроения этих чисел.

По мнению Татуно, набор хромосом n=8 возник в результате удвоения примитивного числа n=4. Так, например, у *Riccia fluitans* кариотип характеризуется четырьмя V-образными и четырьмя I-образными хромосомами (К=4V+4I). Что же касается набора n=9, то он, по мнению Татуно, возник в результате образования еще одной I-образной хромосомы (К=4V+5I). Обычно наименьшая из I-образных хромосом, а иногда и одна V-образная являются гетерохромосомами.

Для порядка сферокарпальных характерны n=8 (род *Sphaerocarpus*) и n=9 (род *Riella*, у видов которого известна 9-я маленькая хромосома; у *R. affinis*, по Проскауеру, она является гетерохромосомой). По мнению Татуно, набор хромосом у видов *Riella* является более примитивным, чем у сферокарпа; он возник в результате удвоения примитивного числа n=4 и образования одной дополнительной хромосомы, а набор хромосом сферокарпа возник из набора *Riella* вследствие выпадения этой дополнительной хромосомы. Мне кажется более естественным признать, что набор хромосом сферокарпа образовался в результате удвоения первоначального числа n=4, как это признает Татуно для рода *Riccia*, а набор *Riella* является следствием усложнения этого набора по типу, описанному Татуно для маршанциальных.

Для гапломитриальных характерен набор хромосом n=9 (К=4V+ +5 I), причем у *Calobryum rotundifolium* одна V-образная и одна I-образная хромосомы являются гетерохромосомами.

В порядке метцгериальных основное число хромосом обычно равняется 9, иногда оно равно 8 (*Pallavicinia*) или 10 (*Riccardia pinguis*, *R. latifrons*, *R. palmata*). Наблюдается также удвоение или утроение основного числа. Так, у *Pellia borealis* n=18, у *Riccardia multifida* n=20, у *R. sinuata* n=30.

В порядке юнгерманниальных основное число хромосом n=9, изредка оно равняется 8 (*Radula lindbergiana*, многие виды рода *Porella*, мужские экземпляры *Frullania dilatata*); часты случаи удвоения, утроения и даже учетверения числа хромосом (n=18, n=27, n=36). Набор хромосом усложняется в порядках метцгериальных и юнгерманниальных наличием гетерохромосом.

Образование восьмихромосомных кариотипов у метцгериальных и юнгерманниальных Татуно объясняет выпадением одной I-образной хромосомы. Кариотип=5V+5I, свойственный некоторым видам *Riccardia*, образуется, по его мнению, в результате увеличения числа I-образных хромосом.

Антоцеротальным свойственно число хромосом n=6, реже n=5. Интересно, что у одного и того же вида, например у *Anthoceros laevis*, были обнаружены шестихромосомная и пятихромосомная расы.

У старых авторов (публикации 1899—1930 гг.) имеются указания на наличие 4 хромосом у видов антоцероса. Мехра и Ханду (1953) высказывают предположение, что эти исследователи при подсчетах пропускали одну хромосому. Татуно считает возможным выводить кариотип 3V+3I антоцеротальных из четырех-хромосомного кариотипа *Takakia* в результате удвоения числа хромосом и выпадения 2 гетерохромосом. Что же касается числа n=5, то оно, по мнению Татуно, является следствием выпадения одной хромосомы из шестихромосомного набора.

Попытка Татуно свести кариотип антоцеротальных к кариотипу *Takakia* мало убедительна, Проскауер (1957) дает иное объяснение его происхождения. По его данным, кариотип *Anthoceros* характеризуется 5 хромосомами, из которых одна — гетерохроматическая микрохромосома (К=4+1). Между прочим ему удалось наблюдать расу *Anthoceros punctatus* var. *punctatus* с набором n=8+1, который он считает диплоидным с выпадением одной гетерохромосомы. Этот набор на отличается от обычного для большинства печеночников (*Hepaticopsida*). На основании этого Проскауер высказывает предположение об общности происхождения антоцеротальных и печеночников.

Мехра и Ханду (1953) считают наличие микрохромосом характерной чертой печеночников и антоцеротовидных, на основании чего они высказывают предположение об общности происхождения этих групп. Различия в основном числе хромосом в этих двух классах привели их к заключению, что антоцеротальные обособились от печеночников на очень ранней стадии их развития.

Кариологические данные говорят о возможности происхождения мохообразных, в том числе печеночников, от зеленых (улотрихальных) водорослей; печеночники и антоцеротовидные обособились очень рано. Наиболее простым кариотипом среди печеночников обладает явно реликтовый род *Takakia*, который сохранил, очевидно, кариотип древнейших печеночников. Просто построенные представители рода *Sphaerocarpus* обладают простым кариотипом так же, как виды рода *Riccia* среди маршанциальных. В порядках маршанциальных, метцгериальных и юнгерманниальных наблюдается усложнение основного набора хромосом (n=9) путем полиплоидизации и дифференциации хромосом, а также изредка бывают случаи упрощения кариотипа вследствие выпадения одной из хромосом.

Таким образом, данные кариологии свидетельствуют в основном о прогрессивном развитии в классе печеночников.

Изучение систематического состава свидетельствует о большой древности классов печеночников и антоцеротовидных. Такие порядки, как антоцеротальные, а также недавно открытые такакиальные, являются типичными олиготипными реликтовыми группами. Олиготипность созвучна их примитивному строению. Несколько более богаты родами и видами порядки *Metzgeriales* и *Marchantiales*, однако и в этих группах преобладают монотипные и олиготипные семейства и роды. Их всех *Metzgeriales* только 2 рода — *Metzgeria* и *Riccardia*, содержат более чем по 100 видов, а в порядке *Marchantiales* относительно богаты видами роды *Riccia* (около 100 видов) и *Fimbriaria* (около 90 видов).

Несравненно богаче родами и видами порядок юнгерманниальных. В его составе сейчас насчитывают 25 семейств, включающих до 180 родов и более 8000 видов, что составляет более 80% всех родов и видов печеночников. В этом порядке также имеется ряд олиготипных семейств и родов, однако наряду с этим в нем есть ряд семейств и родов, представленных многочисленными видами. Заслуживает упоминания сем. *Lejeuneaceae*, в составе которого в настоящее время различают около 70 родов с многочисленными видами. Очень богаты видами роды *Frullania*, *Drepanolejeunea*, *Microlejeunea*, *Cololejeunea*, *Porella*, *Radula*, *Bazzania*, *Plagiochila*, *Lophocolea*, *Chiloscyphus* и ряд других. Все это говорит о том, что в составе порядка *Jungermanniales*, кроме древних реликтовых систематических единиц, вероятно, мезозойского возраста, имеется ряд развивающихся в настоящее время семейств и родов. Интересно, что многие процветающие роды характеризуются довольно сложным морфологическим расчленением тела при характерном для этого порядка плагиотропном росте: между тем, как упоминалось выше, некоторыми авторами плагиотропный рост считается одной из причин, якобы вызвавших редукцию листьев юнгерманниальных и преобразование их тела в таллом.

Географическое распространение печеночников свидетельствует о большой древности этой группы растительного мира. Еще Кемпбелл (1907) обратил внимание на тот факт, что многие роды печеночников, особенно относящиеся к талломным порядкам, характеризуются широким распространением, а ряд родов и значительное число их видов почти космополитны. Фулфорд (Fulford, 1951) на основании изучения географического распространения родов юнгерманниальных в южном полушарии пришла к заключению, что в юрское время уже существовали основные филогенетические линии юнгерманниальных печеночников и ряд сохранившихся до настоящего времени родов. Основанием для такого вывода является дизъюнктивное распространение некоторых родов в южном полушарии —

в Ю. Америке, Австралии, Новой Зеландии, Ю. Африке, а также в С.-В. Индии (Сикким), свидетельствующее о флористических связях, которые были возможны по крайней мере в среднем мезозое.

Широкое сравнительное изучение географического распространения печеночников затрудняется неудовлетворительной изученностью видового состава их флоры в тропических областях в результате крайне некритического описания видов. Древность основных подразделений печеночников, благодаря чему во всех группах наблюдается очень широкое, часто космополитное распространение многих видов, наличие сравнительно молодого видообразования в пределах некоторых древних родов — создает трудности для широких филогенетических выводов на основании современного распространения печеночников. Все же и на основании имеющихся данных можно отметить наибольшее развитие неоэндемизма в порядке юнгерманниальных, который, по-видимому, является и наиболее молодым.

Приведенные выше данные по сравнительной морфологии, цитологии, систематике, палеоботанике и по географическому распространению печеночников дают основания считать, что талломные формы простого строения являются первичными, а сложно построенные талломные формы маршанциальных и листостебельные юнгерманниальные развились из более простых форм, и следовательно, являются производными.

В последнее время, в связи с открытием архаической группы такакиальных с примитивным листостебельным строением, и особенно в связи с обнаружением у *Takakia lepidozioides*, примитивного кариотипа, сходного с кариотипом некоторых зеленых водорослей, было высказано мнение (Mehra, 1964), что эта группа наиболее близка к предкам печеночников. Нельзя не согласится с мнением Мехра, что *Takakiales* и, по-видимому, родственные им *Haplomitriales* (*Calobryales*), близки к тому исходному ядру, из которого развивались путем усложнения листостебельного побега юнгерманниальные. Однако примитивное строение сферокарпальных и антоцеротальных с их сравнительно простыми кариотипами, а также данные палеоботаники свидетельствуют о том, что простые талломные формы являются очень древними и были той исходной группой, которая дала начало всем прочим печеночникам.

На основании сравнительного изучения современных форм можно предположить, что одним из путей усложнения первичных талломных печеночников, приведшим к развитию метцгериальных, была дифференциация их тела на тонкослойную краевую пластинку и утолщенную продольную жилку, разделение боковых пластинок на листовидные лопасти, появление в жилках удлиненных клеток, образующих иногда тяжи, усложнение строения спорогона. У некоторых талломных форм, как например у ряда тропических видов рода *Riccardia*, анатомически простое тело дифференцировалось с образованием простертой корневищеобразной и вертикальной стеблеобразной части с листообразными веточками. Своеобразным усложнением таллома было развитие на нем чешуек или на нижней стороне, как у *Blasia*, или на верхней, как у *Pallavicinnia* и *Moerckia*.

Нет оснований для того, чтобы принять предположение о развитии талломных форм метцгериальных (анакрогинных юнгерманниальных) из листостебельных форм, в результате перехода их к плагиотропному росту), как считает ряд авторов (Verdoorn, 1932; Evans, 1939; Schuster, 1958; Mehra, 1964; Fulford, 1965, и др.). Это представление противоречит приведенным выше данным сравнительной морфологии, систематики и палеоботаники. Кроме того, выводя метцгериальные из листостебельных юнгерманниальных через сем. *Codoniaceae*, вышеупомянутые авторы совершенно упускают из виду характер спорогона в этом семействе, который резко отличен от спорогона как юнгерманниальных, так и прочих метцгериальных.

Дифференциация таллома, возможно, в связи с возникновением аридных условий на значительной части земного шара в конце палеозоя и в начале мезозоя, привела к развитию сложных талломных форм маршанциальных (Lundblad, 1954 : 384). Большинство сторонников теории регрессивного развития маршанциальных считают исходными для всего этого порядка наиболее сложные формы, образующие сем. *Marchantiaceae*, и выводят из них как регрессивные все остальные семейства порядка (Kashyap, 1919; Verdoorn, 1932; Buch, Evans a. Verdoorn, 1938; Evans, 1939).

При этом они не пытаются объяснить пути возникновения этих сложных форм. Другие сторонники происхождения талломных форм из листостебельных все же полагают, что эволюция в порядке *Marchantiales* шла от более простых форм к более сложным (Mehra, 1957; Schuster, 1958). Мехра считает, что эволюция маршанциальных не представляет ни всеобщей редукции, ни всеобщего прогресса, но, вероятно, является результатом сложной дифференциации первичного ствола (Mehra, 1957 : 580). Он пытается обосновать происхождение сложного таллома маршанциальных от талломных форм наиболее сложно построенных метцгериальных типа *Petalophyllum* (Mehra a. Vashisht, 1950; Mehra, 1957). Против этой гипотезы можно выдвинуть ряд возражений. Прежде всего нужно иметь в виду, что характер и размещение масляных телец в талломе метцгериальных и маршанциальных различны; первые в этом отношении сходны с юнгерманниальными, вторые — со сферокарпальными. Строение спорогона у маршанциальных проще и разнообразнее, чем у метцгериальных, и характеризуется к тому же рядом архаических черт. Кроме того, данные по онтогенезу, приводимые Лейтгебом (1881), Гебелем (1930) и Проскауэром (1962), говорят о возможности других путей происхождения камер маршанциальных.

Учитывая характер размещения масляных телец в талломе, тип прикрепления жгутиков на антерозоиде, особенность развития архегония и антеридия, способ раскрывания антеридия, строение спорогона, форму материнских клеток спор, нам кажется более обоснованным выведение маршанциальных из простых талломных форм типа сферокарпальных. Что же касается современного порядка *Sphaerocarpales*, то у его представителей в процессе длительной эволюции несомненно происходили приспособительные изменения в связи с изменениями условий среды; об этом свидетельствует различный видовой состав рода *Sphaerocarpus* в Северной Америке и Европе.

Очень многие авторы считают, что подпорядок маршанциальных *Ricciineae* является редуцированной группой, возникшей из более развитых *Marchantiineae*, так как спорогон риччиевых имеет простое строение; он не расчленен на стопу, ножку и коробочку. Однако своеобразное сложное строение таллома риччиевых и палеоботанические данные, по нашему мнению, свидетельствуют о том, что эти 2 подпорядка обособились очень рано — не позже начала мезозоя и с того времени развивались параллельно. Другие черты строения спорогона риччиевых — однослойная стенка, отсутствие элатер, наличие питающих клеток — являются весьма архаичными и свидетельствуют о том, что спорогон в этой группе сохранил ряд особенностей древних предков.

На очень ранней стадии усложнения простого таллома первичных печеночников в связи с развитием трехгранной верхушечной клетки и листовидных выростов произошло обособление такакиальных и гапломитриальных. По морфологическим признакам и характеру размещения архегониев эти архаические группы очень близки. Однако по кариотипу они резко отличаются — у гапломитриальных он близок к кариотипу юнгерманниальных, а у *Takakia lepidozioides* — к кариотипу зеленых водорослей. Поэтому, очевидно, целесообразно выделение сем. *Takakiaceae* в отдельный порядок *Takakiales*, по крайней мере до изучения его спороносных органов, которые дадут более прочное основание для определения его места в системе растительного мира.

Дальнейшее усложнение листостебельного строения вегетативного тела и размещения на нем половых органов, а также строения спорогона

привело к образованию наиболее молодого и процветающего ныне порядка юнгерманниальных.

В принятой нами классификационной схеме (Зеров, 1964), мы, следуя де Бари, Гоу (Howe, 1899), Кемпбеллу (1925) и другим исследователям, делим мохообразные на 3 класса, принимая для них названия, предложенные Паригаром (Parihar, 1959) — *Anthocerotopsida*, *Hepaticopsida* (*Hepaticae*) и *Bryopsida* (*Musci*).

Мы считаем, что ряд особенностей строения клетки, развития половых органов, кариотипа, а также строения и развития спорогона дает все основания для выделения антоцеротальных в отдельный класс. Однако характер чередования поколений и их взаимосвязь у антоцеротальных настолько сближают их с мохообразными, что нельзя согласиться с мнением Ротмалера (Rothmaler, 1951, 1955), предлагающего выделить антоцеротальные в особый отдел — *Anthocerophyta*, равноценный отделам *Bryophyta*, *Psilophyta*, *Pteridophyta* и *Spermatophyta*.

В пределах класса *Hepaticopsida* мы, как и Шустер (Schuster, 1958), различаем 2 подкласса, отражающие 2 основные ветви эволюции, — подкласс *Marchantiidae* с 2 порядками — *Sphaerocarpales* и *Marchantiales*, и подкласс *Jungermanniidae* с 4 порядками — *Metzgeriales*, *Takakiales*, *Haplomitriales* и *Jungermanniales*. В пределах этого подкласса, как сказано выше, на очень ранних стадиях произошло обособление листостебельных форм, и дальнейшая эволюция его шла в 2 направлениях — талломном (*Metzgeriales*) и листостебельном (*Takakiales*, *Haplomitriales* и *Jungermanniales*). В каждой из этих ветвей развитие шло в основном от простых форм к более сложным.

В последней работе Фулфорд (1965) приводит веские основания в пользу того, что более примитивные юнгерманниальные — это прямостоячие организмы с радиальной симметрией, и от них произошли плагиотропные анизофильные формы.

Нужно иметь в виду, что в процессе длительной, в основном прогрессивной эволюции несомненно были отдельные случаи регрессивного развития как результат приспособления к своеобразным условиям среды, например, к избыточному увлажнению; однако эти случаи не находятся в противоречии с общим прогрессивным развитием всего класса печеночников.

ЛИТЕРАТУРА

Залесский М. Д. (1937). Описание некоторых ископаемых растений из бардинского яруса Урала. Пробл. палеонтолог., 2—3. — Зеров Д. К. (1951). Філогенія мохоподібних і їх місце в системі рослинного світу. Бот. журн. АН УРСР, 8, 4. — Зеров Д. К. (1964). Флора печіночних і сфагнових мохів України. — Кудряшов Л. В. (1962). Архегониальные растения. В кн.: Н. А. Комарницкий, Л. В. Кудряшов, А. А. Уранов «Систематика растений». — Мейер К. И. (1922). Происхождение наземной растительности. — Мейер К. И. (1947). Морфология и систематика высших растений, I. Архегониальные растения. — Наумова С. Н. (1949). Споры нижнего кембрия. Изв. АН СССР, сер. геолог., 4. — Наумова С. Н. (1950). Споры нижнего силура. Тр. конф. по спорово-пыльцев. анализу 1948 г. — Наумова С. Н. (1953). Спорово-пыльцевые комплексы верхнего девона Русской платформы и их значение для стратиграфии. Тр. Инст. геолог. наук АН СССР, 143, геолог. сер., 60. — Савич-Любицкая Л. И. и П. И. Абрамов. (1958). Геологическая летопись мохообразных. Бот. журн., 10. — (Савич-Любицкая Л. И. и И. П. Абрамов) Savicz-Ljuhitzkaja L. I. a. I. I. Ahramov. (1959). The geological annals of *Bryophyta*. Revue bryol. et lichenol., n. sér., 28, 3—4. — Тахтаджян А. Л. (1950). Филогенетические основы системы высших растений. Бот. журн., 2. — (Тахтаджян А. Л.) Takhtajan A. L. (1953). Phylogenetic principles of the system of higher plants. Bot. Rev., 19, 1.— Тахтаджян А. Л. (1956). Высшие растения, I. От псилофитовых до хвойных. — Arnold Ch. A. (1954). Fossil sporocarps of the genus *Protosalvinia* Dawson, with special reference to *P. furcata* (Dawson) comb. nov. Svensk Bot. Tidskr., 48, 2. — Berry E. W. (1919). Upper Cretaceous floras of the Eastern Gulf region in Tennessee, Mississippi, Alabama, and Georgia. Dept. inst. U. S. Geol. Survey, Prof. Paper 112. — Bower F. O. (1908). The origin of a land flora. — Bower F. O. (1935). Primitive land plants also known as the Archegoniatae. — Buch H., A. W. Evans a. Fr. Verdoorn. (1938).

A preliminary check-list of the *Hepaticae* of Europe and America (north of Mexico). Ann. Bryol., 10. — Buckman J. (1850). On some fossil plants from the Lower Lias. Quart. J. Geol. Soc., 6. — Camphell D. H. (1905). The structure and development of mosses and ferns, 2-е изд. — Camphell D. H. (1907). On the distrihution of the *Hepaticae* and its significance. New Phytologist, 6, 8. — Camphell D. H. (1925). The relationships of the *Anthocerotales*. Flora, N. F., 18—19. — Camphell D. H. (1940). The evolution of the land plants (*Embryophyta*). — Cavers F. (1910—1911). The inter-relationships of the *Bryophyta*. New Phytologist, 9 и 10. — Chadefaud M. (1950). Les Psilotinées et l'evolution des Archégoniates. Bull. Soc. Bot. France, 97, 4—6. — Chadefaud M. (1960). In M. Chadefaud et L. Emherger: Traité de hotanique systématique, I. — Christensen T. (1954). Some considerations on the phylogeny of the *Bryophyta*. Bot. Tidskr., 51. — Christensen T. (1957). Remark on the phylogeny of the *Bryophyta*. Bot. Tidskr., 53, *3*. — Church A. (1919). Thalassiophyta and suhaerial transmigration. — Cronquist A. (1960). The divisions and classes of plants. Bot. Rev., 26, 4. — Evans A. W. (1939). The classification of the *Hepaticae*. Bot. Rev., 5, 1. — Frye T. C. a. L. Clark. (1937—1947). *Hepaticae* of North America. — Fulford M. (1951). Distrihution patterns of the genera of leafy *Hepaticae* of South America. Evolution, 5, 3. — Fulford M. (1965). Evolutionary trends and convergence in the *Hepaticae*. Bryologist, 68, 1. — Goehel K. (1930). Organographie der Pflanzen, 2, 3-е изд. — Greguss P. (1961). Die Entdeckung von Urkormophyten aus dem Ordovizium. (2). Acta Biol. Univ. Szeged., n. ser., 7, 1—2. — Harris T. M. (1938). The British Rhaetic Flora. — Harris T. M. (1939). Naiadita, a fossil Bryophyte with reproductive organs. Ann. Bryol., 12. — Haskell G. (1949). Some evolutionary prohlems concerning the *Bryophyta*. Bryologist, 52, 2. — Herzog Th. (1925). Anatomie der Lehermoose. — Howe M. A. (1899). The *Hepaticae* and *Anthocerotales* of California. Mem. Torrey Bot. Cluh, 7. — Kashyap S. R. (1919). The relationships of liverworts, especially in the light of some recently discovered Himalayan forms. Proc. Asiatic Soc. Bengal (N. S.), 15. — Knox E. M. (1949). Microspores and their significance in hiological prohlems. Trans. Proc. Bot. Soc. Edinh., 35, 2. — Knox E. M. (1950). The spores of *Lycopodium*, *Phyloglossum*, *Selaginella* and *Isoëtes*, and their value in the study of microfossils of Palaeozoic age. Trans. Proc. Bot. Soc. Edinh., 35, 3. — Kozłowski R. a. P. Greguss. (1959). Discovery of Ordovician land plants. Acta Palaeontol. Polon., 4, 1. — Leitgeh H. (1881). Untersuchungen üher die Lehermoose. 6. (Schluss).— Lignier O. (1914). Sur une mousse houillère a structure conservée. Bull. Soc. Linn. Normandie, 6 sér. — Lundhlad B. (1954). Contrihutions to the geological history of the *Hepaticae*. Svensk Bot. Tidskr., 48, 2. — Lundhlad B. (1959). On *Ricciosporites tuberculatus* and its occurence in certain strata of the «Höllviken. II» horing in S. W. Scania. Grana Palynologica, N. S. 2, 1. — Mehra P. N. (1957). A new suggestion on the origin of thallus in the *Marchantiales*. Amer. J. Bot., 44, 6, 7. — Mehra P. N. (1964). Classification and phyletic relationships in the *Hepaticae*. Tenth intern. hot. congr. Ahstracts of Papers. — Mehra P. N. a. O. N. Handoo. (1953). Morphology of *Anthoceros erectus* and *A. himalayensis* and the phylogeny of the *Anthocerotales*. Bot. Gaz., 114, 4. — Mehra P. N. a. B. R. Vashisht. (1950). Emhryology of *Petalophyllum indicum* Kash., and a new suggestion of the evolution of thalloid hahit from filiose forms. Bryologist, 53, 2. — Müller K. (1951—1958). Die Lehermoose Europas. — Parihar N. S. (1959). An introduction to Emhryophyta. I. *Bryophyta*, 3 изд. — Proskauer J. (1957). Studies on *Anthocerotales* V. Phytomorphology, 7, 2.— Proskauer J. (1960). Studies on *Anthocerotales*. VI. Phytomorphology, 10, 1. — Proskauer J. (1962). On Carrpos, I. Phytomorphology, 11, 4. — Reimers H. (1954). *Bryophyta*. Moose: in A. Engler's Syllahus der Pflanzenfamilien, I, 12-е изд. — Renault B. et R. Zeiller. (1888). Flore fossile du terrain houiller de Commenty. Bull. Soc. Industr. Min. — Rothmaler W. (1951). Die Abteilungen und Klassen der Pflanzen. Feddes Repert., 54, 2—3. — Rothmaler W. (1955). Allgemeine Taxonomie und Chorologie der Pflanzen. 2-е изд. — Schiffner V. (1893—1895). *Hepaticae* (Lebermoose). In Engler und Prantl: Die natürlichen-Pflanzenfamilien, I, 3. — Schiffner V. (1917). Die systematisch-phylogenetische Forschung in der Hepaticologie seit dem Erscheinen der Synopsis Hepaticarum und üher die Abstammung der Bryophyten und Pteridophyten. Progr. Rei Bot., 5. — Schuster R. M. (1958). Keys to the orders, families and genera of *Hepaticae* of America north of Mexico. Bryologist, 61, 1. — Smith G. M. (1938—1955). Cryptogamic Botany, 2, 1-е изд. (1938), 2-е изд. (1955). — Soo R. (1961). The present aspect of the evolutionary history of *Telomophyta*. Ann. Univers. Sci. Budapest de R. Eötvös nominatae. Sect. biol., 4. — Steere W. C. (1946). Cenozoic and Mezozoic Bryophytes of North America. Amer. Midl. Natur., 36, 2. — Steinböck H. (1954). Gedanken zur Phylogenie der Moose. Eine entwicklunggeschichtliche Studie. Agronomia lusitana, 16, 2. — Szweykowski J. (1960). Zagadnienia ewolucji wątrohowców. Wiadomości botaniczne. 4, 2. — Tatuno S. (1959). Chromosomen von *Takakia lepidozioides* und eine Studie zur Evolution der Chromosomen der Bryophyten. Cytologia, 24. 1. — Townrow J. A. (1959). Two triassic hryophytes from South Africa. J. South. Afric. Bot., 25. — Underwood L. M. (1894). The evolution of the *Hepaticae*. Bot. Gaz., 19. — Verdoorn Fr. (1932). Classification of Hepatics in Manual of Bryology. — Walton I. (1925). Carhoniferous *Bryophyta*. I. *Hepaticae*. Ann. Bot., 39. — Walton J. (1928). Carboniferous *Bryophyta*. II. *Hepaticae* and *Musci*. Ann. Bot., 42. — Wettstein R. (1903). Handbuch der systematischen Botanik, 2, 1. — Zimmermann W. (1930—1959).

Die Phylogenie der Pflanzen. 1-е изд. (1930), 2-е изд. (1959). — Zimmermann W. (1955). Phylogenie des Archegoniaten—Generationswechsel. Feddes Repert., 58. 1—3. — Zimmermann W. (1958). Wie der Generationswechsel der Archegoniaten und der Phanerogamen entstanden ist. Planta, 51, 4.

Институт ботаники
Академии наук
Украинской ССР,
г. Киев.

THE PROBLEMS OF PHYLOGENY OF LIVERWORTS *(HEPATICOPSIDA)*

By D. K. Zerov

SUMMARY

The article deals with the problems of the origin of liverworts and of the evolution within this class of the Plant Kingdom. On the basis of the analysis of the evidence, afforded by Comparative Morphology, Cytology, Systematics, Palaeobotany and by the geographical distribution of liverworts, a conclusion is drawn that liverworts, like all the *Bryophyta*, take their origin from green algae, and the evolution witbin this class proceeded from the simple thallomic forms along two main pathways: (a) in the direction of the development of composite thallomic forms; (b) in the direction of foliose forms.

The arguments are adduced in favour of the derivation of the order *Marchantiales* from the simple thallomic forms of the *Sphaerocarpus* type; the author also arrives at the conclusion that the evolution within the subclass *Jungermanntidae* proceeded, on the one hand, in the direction of complication of the thallome structure (the order *Metzgeriales*) and, on the other hand, in the direction of the foliose structure (the orders *Takakiales*, *Haplomitriales* and *Jungermanniales*). The author subscribes to the opinion of many authors on the expediency of the classification of the division *Bryophyta* into the classes *Anthocerotopsida*, *Hepaticopsida* (*Hepaticae*) and *Bryopsida* (*Musci*).

УДК 581.444 : 581.46 : 577.95 : 582.635.1

И. А. Грудзинская

СОЦВЕТИЯ ВИДОВ *ULMUS* L.

(ФОРМИРОВАНИЕ, СТРОЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ)

С 8 рисунками

(Получено 11 I 1965)

Большие пробелы в изучении строения соцветий общеизвестны. Это относится и к классификации соцветий и к конкретным сведениям о них по отдельным таксономическим группам. Не являются исключением в этом отношении и соцветия представителей *Ulmus* L.

Ulmus — таксономически трудный род и, конечно, более широкое использование особенностей строения соцветий в диагностике его внутриродовых групп было бы целесообразным. Однако этому препятствует ограниченность общих сведений о соцветиях ильмовых и отсутствие данных о соцветиях представителей ряда секций и видов.

Анализ строения соцветий *Ulmus* представляет интерес и в связи с проблемой эволюции рода, в частности, для выяснения роли в этом процессе явлений редукции.

Ulmus справедливо относят к наиболее древнему роду сем. *Ulmaceae* (Bechtel, 1921). Широкое современное распространение и еще более широкий ареал в третичное время (ископаемые находки *Ulmus* известны из многих третичных флор обоих полушарий) делает его интересным и удобным объектом для изучения вопросов филогении. Этому способствует и то, что в онтогенезе ильмовых можно проследить более или менее четкие изменения ряда признаков, ведущие к упрощению (редукции). Явления редукции в процессе развития цветка ильмовых были в свое время блестяще показаны анатомическими исследованиями Бехтеля (Bechtel, 1921). Позднее Эккардт (Eckardt, 1937) показал черты редукции в формировании гинецея, а следовательно, и плода ильмовых; и, наконец, Имс (Eames, 1961; Имс, 1964) наметил редукционный ряд соцветий для 3 видов *Ulmus*.

Следует ожидать, что признаки редукции частей проявятся при анализе соцветий как в процессе их развития — в онтогенезе, так и при сравнении соцветий разных видов рода.

В предлагаемой статье, помимо фактического материала, касающегося строения и формирования соцветий рода *Ulmus*, мы приводим их классификацию и пытаемся показать значение процесса редукции в эволюции соцветий рода.

Прежде чем перейти к изложению наших данных, поясним некоторые из используемых терминов. В данной работе под примордием парциального соцветия мы понимаем меристематическое образование, возникшее

в генеративной почке в пазухе переходной формы[1] и дающее начало системе цветков (обычно 3 или больше, реже 1—2 цветкам).

Часть соцветия, развившуюся из одного примордия, мы называем парциальным соцветием. Это соответствует «парциальному соцветию» и в понимании Тролля (Troll, 1957), который определяет его как часть сложного соцветия, возникшую вместо одного бокового цветка.

Формирование парциального соцветия

Большинство вязов, в том числе и все виды, произрастающие в СССР, цветут ранней весной до появления листьев. Исключение составляют лишь некоторые американские и южноазиатские виды, цветущие осенью.

Соцветие ильмовых состоит из мелких (1—3 мм) невзрачных цветков, закладывающихся в предыдущий вегетационный период в пазушных

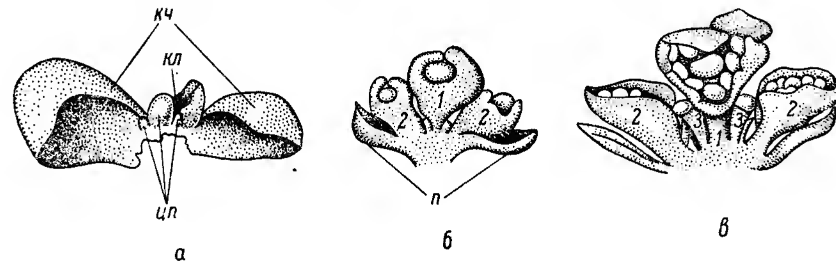


Рис. 1. Формирование 5-цветкового парциального соцветия *Ulmus*.

а — примордий парциального соцветия *U. laevis* (*цп*) в пазухе 3-членной переходной формы, *кч* — зачатки кроющих чешуевидных прилистников, *кл* — зачаток пластинки кроющего листа; *б* — зачаток 3-цветкового парциального соцветия: *1* и *2* — зачатки отдельных цветков, *п* — прицветники 1-го цветка; *в* — зачаток 5-цветкового парциального соцветия: *1—3* — зачатки отдельных цветков.

генеративных почках. Формирование соцветий в почках начинается обычно после окончания периода интенсивного роста вегетативных побегов. По нашим 10-летним наблюдениям это соответствует в степной зоне европейской части СССР (Луганская область) концу мая—началу июня. В это время в генеративных почках, находящихся в пазухах зеленых листьев, появляются первые цветковые зачатки.

Примерно в эти же сроки закладка цветков у видов *Ulmus* была отмечена для США Хиггинсом и Аризуми (Higgins a. Arisumi, 1959).

Примордий парциального соцветия у всех видов ильмовых закладывается в виде 3 меристематических бугорков, различающихся по размеру и времени появления. На рис. 1, *а* 3-членный примордий соцветия изображен в пазухе 3-членной переходной формы, у которой боковые части представлены чешуевидными прилистниками, а срединная — недоразвитым зачатком пластинки листа. В большинстве случаев этот зачаток впоследствии редуцируется, и функция кроющего листа парциального соцветия переходит к чешуевидным прилистникам. Гораздо реже наблюдается дальнейшее развитие зачатка листа, и тогда он становится кроющим листом парциального соцветия. Если цветковый примордий формируется в пазухе 1- или 2-членной переходной формы, то возможно образование только 1 или 2 кроющих чешуй, листовидные формы в этом случае исключены.

Примордий парциального соцветия ильмовых обычно дает начало 3 цветкам (рис. 1, *б*). Иногда вследствие редукции из него развиваются лишь 1 или 2 цветка. Нередко, однако, он дает значительно больше цветков, так как возможно развитие новых бугорков примордия. Последние возникают между 3 основными частями примордия и развиваются в зачатки цветков на осях следующих порядков (рис. 1, *в*).

[1] Переходными формами мы называем, вслед за Фостером (Foster, 1929), метамеры по форме и положению на побеге промежуточные между почечными чешуями и листьями с прилистниками.

Последовательность появления зачатков цветков в парциальном соцветии дана на рис. 2. Раньше всех возникает и достигает наибольших размеров зачаток срединного цветка. Вслед за ним на его оси почти одновременно появляются зачатки боковых. Они расположены с боков от срединного и немного ближе к оси почки. Из этих 3 зачатков формируется характерное для многих видов 3-цветковое парциальное соцветие, часто называемое дихазием (рис. 2, *а*).

При формировании 5-цветкового парциального соцветия 2 последних зачатка цветка появляются с внешней стороны примордия на осях второго порядка и располагаются между 3 первыми цветками (рис. 2, *б*). 2 следующих зачатка цветка (7-цветковое парциальное соцветие) формируются на осях третьего порядка также во внешней части примордия

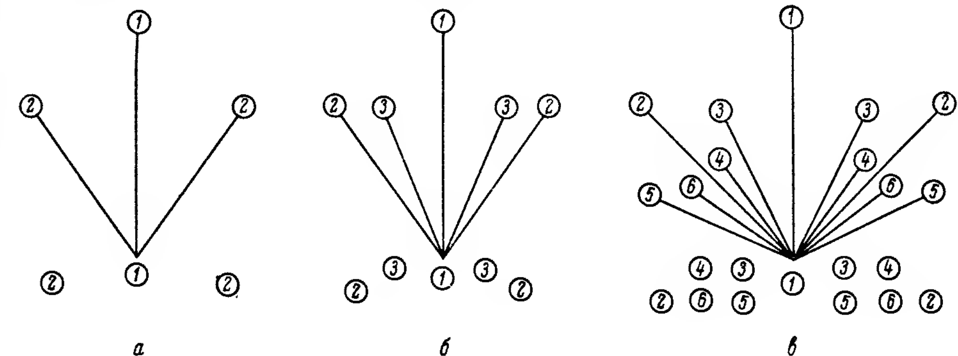


Рис. 2. Расположение цветков.

а — в 3-цветковом, *б* — в 5-цветковом, *в* — в 11-цветковом парциальном соцветии *Ulmus laevis*.

между первыми боковыми и только что возникшими зачатками цветков. Зачатки последующих 2 цветков (9-цветковое парциальное соцветие) появляются опять на осях второго порядка между 3 первыми цветками, но уже во внутренней части примордия. Зачатки 2 следующих цветков (11-цветковое парциальное соцветие) возникают также во внутренней части примордия, но на осях третьих порядков (рис. 2, *в*) и т. д.

Число цветков в парциальных соцветиях значительно колеблется в пределах 1 растения и даже 1 соцветия в зависимости от условий года, возраста, положения на дереве, на побеге и т. п. Однако для каждого вида преобладающее число цветков в парциальном соцветии более или менее определенно, еще более постоянны средние числа цветков в парциальных соцветиях в пределах секций.

Наши подсчеты показали, что в среднем число цветков в парциальных соцветиях у видов секции *Blepharocarpus* колеблется от 5 до 7 (максимальное — 20), в секции *Madocarpus* оно близко к 3. Виды секции *Trichoptelea*, *Chaetoptelea* и *Microptelea* обычно имеют в парциальных соцветиях 1—3 цветка.

В пределах одного общего соцветия максимальное число цветков, как правило, развивается в срединных парциальных соцветиях (секция *Madocarpus*) или в соцветиях, расположенных ближе к основанию генеративного побега (секция *Blepharocarpus*).

В парциальных соцветиях всех видов центральный (конечный) цветок появляется первым, он всегда самый большой и с более длинной цветоножкой, которая ясно отличается от срастающихся основаниями цветоножек остальных цветков.

Как мы уже говорили, все парциальные соцветия закладываются в пазухах кроющих чешуй (чешуевидных или листовидных переходных форм). Помимо них, в основании каждой цветоножки имеется по 2 прицветника. Новые цветки формируются в пазухах прицветников преды-

дущих цветков. Например, 2-й и 3-й цветки возникают в пазухах прицветников 1-го цветка, 4-й цветок — в пазухе одного из прицветников 2-го, 5-й — в пазухе прицветника 3-го и т. д., поэтому прицветники 1-го цветка оказываются кроющими по отношению ко всему парциальному соцветию и т. д. (рис. 3).

Широко известно, что уменьшение длины осей соцветия обычно приводит к редукции прицветников. Однако эта закономерность очень четко проявляется лишь у некоторых видов. Примером могут служить *U. campestris* и *U. propinqua*, у которых прицветники обычно не развиваются, и только иногда они возникают в основании средних и верхних парци-

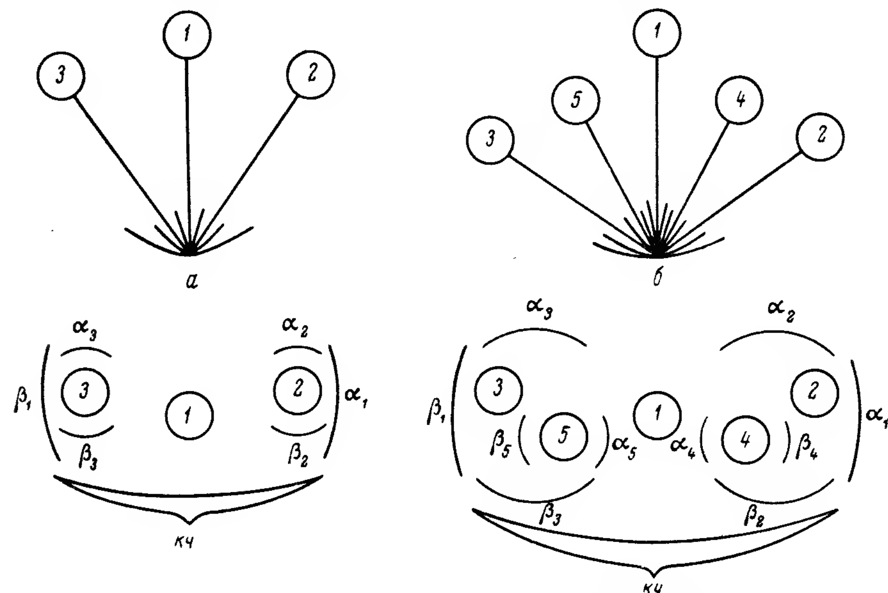


Рис. 3. Диаграмма 3-цветкового (*а*) и 5-цветкового (*б*) парциальных соцветий *Ulmus laevis*.

α_1 и β_1 — прицветники 1-го цветка, α_2 и β_2 — прицветники 2-го цветка и т. д.; *кч* — кроющие чешуи.

альных соцветий по 1, реже по 2. В виде исключения появляются прицветники у отдельных боковых цветков (близкие к *U. campestris* по строению соцветий виды этой же секции *U. glabra* и *U. pumila* имеют по 2 прицветника у каждого цветка).

На цимозный тип развития парциальных соцветий ильмовых указывает образование конечного цветка (1-й цветок) и базипетальное развитие последующих. Однако развитие парциальных соцветий ильмовых несколько отличается от развития типичного дихазия.

Действительно, боковые цветки ильмовых закладываются у самого основания осей предыдущих порядков (рис. 2, 3). В связи с этим внешне многоцветковое парциальное соцветие (секция *Blepharocarpus*) больше похоже на зонтик или щиток некоторых розоцветных, и только в постфлоральной стадии принадлежность боковых цветков к осям более высоких порядков бывает иногда выражена более четко.

Развитие соцветия *Ulmus* отличается от типичного дихазия и возрастанием числа цветков в связи с увеличением порядка ветвления, и последовательностью появления цветков.

Для выявления этих различий мы приводим схему (рис. 4) образования парциальных соцветий вяза гладкого в сравнении с формированием типичного дихазия и двойной извилины (Doppelwickel, по: Wydler, 1851 и Troll, 1964).

Как видно из схемы, у дихазия при увеличении порядка ветвления от 2 до 5 общее число цветков увеличивается следующим образом: 3—

7—15—31. Соответственно этому число цветков на отдельных порядках ветвления увеличивается в геометрической прогрессии, образуя ряд 2—4—8—16.

У типичного дихазия на каждой оси развивается 2 более или менее симметрично расположенных оси следующего порядка. Ось первого порядка обычно является осью симметрии всего соцветия.

Формирование монохазия отличается тем, что у него каждый новый порядок ветвления увеличивает парциальное соцветие только на одну ось (рис. 5). Следовательно, число цветков с увеличением порядка ветвления возрастает в арифметической прогрессии, разность которой

Наибольший порядок ветвления	Дихазий	Двойная извилина	Парциальные соцветия *Ulmus*		
2	3	3	3		
3	7	5	5		
4	15	7	7	9	11
5	31	9	—		

Рис. 4. Схема формирования дихазия, двойной извилины и парциальных соцветий *Ulmus*.

Цифры над соцветиями — число составляющих их цветков.

равна 1. Монохазий — соцветие всегда асимметричное, так как ветвление наблюдается только по одну сторону от оси первого порядка.

Двойную извилину (см. схему — рис. 4) можно рассматривать как тип парциального соцветия, промежуточный между дихазием и монохазием. Действительно, у нее только на оси первого порядка развивается 2 боковых оси, на всех других возникает только по одной оси следующего порядка. Ось первого порядка в большинстве случаев является осью симметрии парциального соцветия. Увеличение числа цветков, как показывает схема, идет здесь по типу монохазия (3—5—7—9). Число цветков в каждом новом порядке возрастает на одну и ту же величину, т. е. увеличивается тоже в арифметической прогрессии, но с разностью, равной 2.

Двойную извилину можно назвать также двойным монохазием, поскольку каждая из двух ветвящихся боковых осей второго порядка вместе с осью первого порядка образует типичный монохазий.

Нетрудно заметить, что формирование 3—7-цветковых парциальных соцветий *Ulmus* идет по типу двойной извилины (рис. 4). Дальнейшее увеличение числа цветков в парциальных соцветиях вязов в отличие от типичного дихазия и двойной извилины уже не связано с увеличе-

нием порядка ветвления. Схема показывает, что у вязов после образования осей четвертого порядка новые цветки возникают опять на осях второго порядка, в пазухах прицветников, которые до сих пор оставались бесплодными (прицветники α_2 и α_3 на рис. 3, *б*).

В связи с этим интересно отметить, что строение парциального соцветия с увеличением числа цветков до 9—11 становится более близким к дихазию. Это происходит потому, что цветки, возникающие опять на осях второго порядка (на схеме это пятые цветки), как бы восполняют недостающие оси дихазиев 3—2—5 (рис. 4).

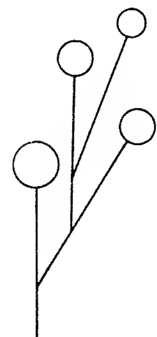


Рис. 5. Строение монохазия.

Таким образом, пятые цветки, развивающиеся на осях второго порядка, как бы запаздывают в развитии и появляются только после формирования осей четвертого порядка.

В парциальных соцветиях ильмовых осей выше четвертого порядка не образуется вовсе.

Все рассмотренные особенности строения и развития парциальных соцветий ильмовых говорят о том, что они соединяют в себе признаки дихазия и монохазия и в зависимости от числа цветков могут быть отнесены к дихазиям (3-цветковые), двойным монохазиям (3—5—7-цветковые) или к типу, промежуточному между ними (9—11-цветковые).

Склонность дихазия переходить в те или иные формы монохазия известна давно (Wydler, 1851; Eichler, 1878). Она отмечается у представителей разных систематических групп и особенно часто проявляется в многоцветковых парциальных соцветиях. Подтверждением этого являются и соцветия ильмовых.

На отсутствие резкой границы между дихазием и монохазием у ильмовых указывает и то, что в отличие от приведенных схем многоцветковые парциальные соцветия их нередко асимметричны. Правая часть парциального соцветия обычно имеет на один—несколько цветков больше или меньше, чем левая, причем редукция этих недостающих цветков хорошо прослеживается в онтогенезе.

Формирование главной оси соцветия

Парциальные соцветия ильмовых, как мы уже говорили, развиваются на боковых осях соцветия из отдельных примордиев. Эти примордии закладываются на главной оси акропетально, т. е. самыми первыми на оси генеративного побега возникают нижние примордии, верхние примордии закладываются и развиваются последними. Развитие главной оси соцветия идет по типу неопределенного или открытого соцветия — главная ось развивается рацемозно (рис. 6). Развитие же боковых осей (парциальных соцветий), как мы уже показали, идет по цимозному типу.

Таким образом, при формировании соцветия у ильмовых совмещаются цимозный и рацемозный типы развития, т. е. соцветие в целом развивается по смешанному типу.

На главной оси соцветия ильмовых формируется в среднем 5—7 парциальных соцветий (по данным 100 измерений в секциях *Blepharocarpus* и *Madocarpus*). Общее соцветие у видов секций *Trichoptelea*, а отчасти и у *Chaetoptelea* и *Microptelea* обычно состоит из 1—5 парциальных соцветий. Более резки межсекционные различия в числе цветков в общем соцветии.

Как видно из диаграммы (рис. 7), в среднем число цветков у *U. laevis* (секция *Blepharocarpus*) равно 30, почти вдвое меньше их у *U. pumila*, *U. campestris* и *U. glabra* (секция *Madocarpus*). Цветущие осенью виды секции *Microptelea* имеют в соцветии лишь 3—6 цветков.

Особенностью главной оси соцветия ильмовых является стерильность самых верхних примордиев. Последние развиваются в листовые зачатки

и не несут в своих пазухах примордиев парциальных соцветий. Эти зачатки верхушечных листьев, как правило, не превращаются в листья побега, так как у ильмовых вслед за остановкой роста генеративного побега отмирает его верхняя часть обычно вместе со всеми зачатками верху-

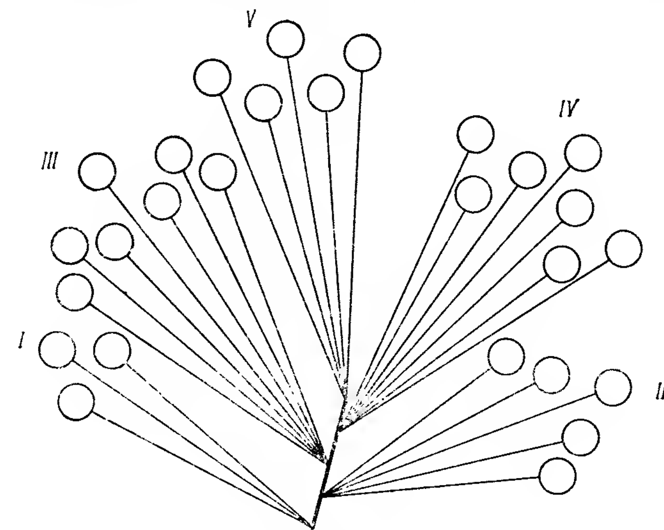


Рис. 6. Последовательность появления парциальных соцветий на главной оси (*I—V* парциальные соцветия).

шечных листьев. Нередко верхушка побега отмирает на более ранних стадиях онтогенеза до раскрытия почек.

Таким образом, взрослый генеративный побег ильмовых не имеет нормально развитых листьев.[1]

Редуцированные листья, достигающие $^1/_{10}$—$^1/_{20}$ части взрослого листа, нередко появляются в основании парциальных соцветий. Они возникают из среднего зачатка 3-членной переходной формы (*кл* на рис. 1, *а*) и, следовательно, являются кроющими листьями парциальных соцветий.

По характеру кроющих листьев соцветия ильмовых следует отнести к чешуевидным или bracteosa, в случае же образования кроющих редуцированных листьев — к чешуевидно-листовидному типу или bracteoso-frondulosa по терминологии Тролля (Troll, 1964).

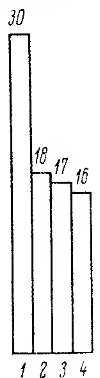


Рис. 7. Число цветков *(верхние цифры)* в общем соцветии: у вида секции *Blepharocarpus* — *U. laevis* Pall. (*1*) и видов секции *Madocarpus* — *U. pumila* L. (*2*), *U. campestris* L. (*3*) и *U. glabra* Huds. (*4*) (средние числа из 100 промеров).

Классификация соцветий представителей рода *Ulmus*

а) О названиях тирсоидных соцветий

Проведенные наблюдения позволяют отнести соцветия ильмовых к группе комплексных (Komplexe Infloreszenzen по Троллю — Troll, 1964). Сочетание же рацемозной главной оси с цимозными боковыми (парциальными соцветиями) заставляет рассматривать соцветия ильмовых в пределах типа thyrsus. Для такого типа соцветий указанный термин

[1] У вяза гладкого (секция *Blepharocarpus*) и плакучей формы ильма могут возникать настоящие смешанные побеги с плодами в нижней и листьями в верхней части, однако такие побеги являются скорее исключением, чем правилом. Появление их обычно бывает связано с дефектностью цветков или плодов.

был использован, хотя и не совсем точно, Декандолем (Decandolle, 1827), а затем и другими исследователями (Čelakovsky, 1893; Тахтаджян, 1964; Troll, 1964).

Нетрудно установить, что тип «thyrsus» является сборным и включает большую группу резко различающихся сложных соцветий. Это отчетливо видно и в новейшей классификации соцветий, предложенной Троллем (1964).

Тролль подразделяет все соцветия на простые и сложные. К первым он относит только ботрические соцветия: кисть, колос, початок, зонтик и головку. Систему комплексных соцветий автор делит на 2 группы: 1) с рацемозными парциальными соцветиями, куда входят типы двойной кисти и родственных форм, а также метелка, и 2) с цимозными парциальными соцветиями.

В классификационном ряду автора последняя группа объединяет типы thyrsus и cymoid. При этом тип thyrsus охватывает все комплексные соцветия с цимозным развитием парциальных соцветий и ясно выраженным рацемозным развитием главной оси.

Если типы простых соцветий отличаются друг от друга по форме (главным образом из-за неодинаковой длины и соотношения главной и боковых осей), то тип thyrsus объединяет все многообразие этих форм. В результате в тип thyrsus входят комплексные соцветия: головчатые, зонтиковидные, колосовидные, типа завитка, кистевидные и т. п. Кроме того, парциальные соцветия в типе thyrsus могут быть представлены монохазиями, дихазиями, плейохазиями или смешанными формами и иметь различную степень разветвленности.

Из сказанного ясно, что thyrsus в таком широком понимании является не типом соцветия, а единицей более крупного ранга, характеризующей тип развития соцветий.

По аналогии с типами цимозного и рацемозного развития соцветий в свое время был предложен «тирсоидный» тип (Čelakovsky, 1893; Тахтаджян, 1964).

Термин «тирсоидный» мы и будем применять для обозначения развития комплексных соцветий, у которых четко выражен рацемозный тип развития главной оси и цимозный боковых.

Несомненно, что тирсоидные соцветия объединяют большое число собственно типов соцветий, дальнейшая детализация которых необходима.

Эта детализация типа thyrsus проявилась у Тролля в названиях соцветий, которые в зависимости от формы он называет кистевидными (traubenartige thyrsen), колосовидными (ahrenartige thyrsen) и т. д. Но поскольку тип thyrsus не определяет формы соцветия, а лишь указывает на характер его развития, мы считаем более целесообразным названия для тирсоидных типов давать по названиям соответствующих простых соцветий с прибавлением слова «тирсоидный»; например, тирсоидная головка, тирсоидная кисть и т. п. Эти названия просты, они указывают на форму соцветия и комплексный характер его развития.

Для тирсоидных соцветий можно также использовать названия, предложенные Н. Н. Каденом (1951, 1957). В этом случае парциальные соцветия в зависимости от степени и характера ветвления будут названы простыми, двойными, тройными и т. д., монохазиями, дихазиями или плейохазиями, а соцветие в целом, в зависимости от его формы, — головкой из простых дихазиев, зонтиком из двойных плейохазиев и т. п. Затруднения в применении этих названий к комплексным соцветиям типа *Ulmus* вызваны тем, что их парциальные соцветия нечетко делятся на дихазии и монохазии, и в зависимости от числа цветков они представлены то тем, то иным сочетанием этих типов. Следовательно, даже в пределах одного генеративного побега парциальные соцветия будут иметь разные названия, а это значительно усложнит название общего соцветия. Каден (устное сообщение) однако считает, что «для названия типа рацемозно-цимозного общего соцветия совершенно не обязательно давать

словесное перечисление типов цимозных парциальных соцветий от узла к узлу, но достаточно указать на характер самого разветвленного из них». Если принять эту точку зрения, то тогда в ряде случаев нельзя будет точно охарактеризовать тип соцветия. Например, в названии общего соцветия *Ulmus laevis*, парциальные соцветия которого состоят обычно из 5—7—9—11 цветков (см. схему — рис. 4), будет учтено только реже других встречающееся 11-цветковое парциальное соцветие — двойной дихазий с монохазиями. Название последнего и будет дано общему соцветию, что не кажется нам удачным.

Более целесообразно для детализации названий парциальных соцветий пользоваться формулами, предложенными Н. Н. Каденом. Для примера рассмотрим общее соцветие *Ulmus glabra*, состоящее обычно из 3—5—7-цветковых парциальных соцветий. Оно может быть выражено следующей формулой:

$$\text{Г}\begin{bmatrix}\text{Д (3)} \\ \text{ДМ (5)} \\ \text{ДММ (7)}\end{bmatrix}$$

В квадратных скобках указаны типы строения парциальных соцветий (Д — дихазий, М — монохазий), в круглых скобках число цветков в них, буква за скобками обозначает первую букву названия общего соцветия (головка).

б) Типы соцветий представителей рода *Ulmus*

Насколько нам известно, специально типологией соцветий ильмовых не занимались. Однако уже в работах прошлого века были даны о них, хотя и краткие, но достаточно точные сведения (Wydler, 1851; Eichler, 1878).

В современных учебных руководствах и справочниках соцветия ильмовых относят то к цимозным, то к рацемозным, называя одно и то же соцветие кистью, полузонтиком, пучком или метелкой.

Наблюдения показали, что различия в строении соцветий в пределах рода *Ulmus* обусловлены в основном неодинаковой абсолютной длиной главных и боковых осей (цветоножек) и их соотношением, а также разным числом цветков в общих и парциальных соцветиях.

На основании этих признаков мы и классифицируем соцветия *Ulmus* (группы и типы соцветий представлены на рис. 8).

В пределах рода мы выделяем 3 основных группы: 1) метелковидные соцветия, характеризующиеся многоцветковыми парциальными соцветиями; отношение длины главной оси к длине цветоножек не более 1/3—1/5; 2) кистевидные соцветия, имеющие в парциальных соцветиях 1—3 цветка; указанное выше отношение у них равно 3—5; 3) головчатые соцветия с 1—7 цветками в парциальных соцветиях; длина главной оси и цветоножек обычно в пределах 1 мм, отношение этих длин несколько больше 1.

Рассмотренные группы связаны переходными формами, имеющими признаки нескольких групп.

В 1-ю группу мы относим лишь 1 тип соцветий: компактную тирсоидную метелку. Это многоцветковое соцветие из 20—50 (100) цветков, характерное для секции *Blepharocarpus*. Соцветие имеет укороченную главную ось и цветоножки, в несколько раз превышающие ее длину. Длина главной оси 3—7 мм. Прицветников по 2 у каждого цветка.

Переходными от 1-й ко 2-й группе считаем соцветия гималайских видов *U. wallichiana* и *U. brandisiana*. По числу цветков в парциальных соцветиях они ближе стоят к 1-й группе, по длине главной оси (10—15 мм) и цветоножек (3—5 мм) и их соотношению (3) — к кистевидным соцветиям. Мы называем это соцветие многоцветковой тирсоидной кистью.

Основным типом 2-й группы соцветий является тирсоидная кисть, характерная для американских видов секций *Chaetoptelea* и *Trichoptelea*.

Их соцветия имеют длинную главную ось (10—40 мм), цветоножки 3—10 мм длины и малоцветковые парциальные соцветия.

Как отдельный тип рассматриваем укороченную тирсоидную кисть *U. alata*, отличающуюся меньшей длиной оси (7—10 мм) и обычно небольшим числом цветков.

Соцветия 3-й группы наиболее характерны для современных представителей *Ulmus*. Сюда относятся соцветия почти всех видов самой большой секции рода (секция *Madocarpus*) и секции *Microptelea*. Основной тип группы — тирсоидная головка — включает соцветия с предельно укороченными главной и боковыми осями. Парциальные соцветия 3—5—7-цветковые. В общем соцветии содержится 15—30 цветков. Прицветников нет, или они появляются в основании парциальных соцветий по одному—по два, или развиваются по два у каждого цветка.

Типичной тирсоидной головкой считаем соцветие *U. campestris*, характеризующееся преимущественно 3-цветковыми парциальными соцветиями и более или менее редуцированными прицветниками.

Непостоянство числа цветков в парциальных и общих соцветиях и резкие колебания в числе прицветников позволяют предположить, что 3-я группа соцветий находится как бы в стадии становления. Соцветия, отнесенные к этой группе, в большинстве случаев занимают промежуточное положение между тирсоидной головкой и двумя другими менее специализированными группами соцветий.

Действительно, очень сходно с типичной тирсоидной головкой *U. campestris* соцветие *U. pumila*, но по числу прицветников оно ближе к 1-й и 2-й группам соцветий. Тирсоидные головки *U. glabra*, *U. laciniata* и *U. fulva* сближает с соцветиями 1-й группы не только число прицветников, но и число цветков в парциальных соцветиях.

Малоцветковая тирсоидная головка секции *Microptelea* по числу цветков в парциальных и общих соцветиях ближе стоит ко 2-й группе соцветий и т. п.

Близки к тирсоидной головке по ряду признаков соцветия секции *Lancifolia*,[1] но они имеют более длинные цветоножки. В связи с этим отношение длины главной оси к длине цветоножек у них такое же, как и в 1-й группе соцветий. Этот явно переходный тип от 1-й к 3-й группе соцветий мы называем тирсоидным пучком.

Рассмотренными типами исчерпывается все многообразие соцветий *Ulmus*.

Отличием *Ulmus* от всех других родов сем. *Ulmaceae* является образование соцветий только из обоеполых цветков.[2] Остальным родам семейства свойственны 2 или 3 типа сочетаний соцветий: 1) соцветия из обоеполых цветков и тычиночные соцветия; 2) соцветия из обоеполых цветков, тычиночные и пестичные; 3) пестичные и тычиночные соцветия.

По степени разделения пола соцветий роды сем. *Ulmaceae* составляют ряд, показывающий переход от только обоеполых к только раздельнополым соцветиям. Ряд завершается появлением двудомности, четко проявляющейся у некоторых родов трибы *Celtideae*. В указанном ряду тип *Ulmus* с его обоеполыми цветками занимает исходное положение, являясь наиболее примитивным по этому признаку родом семейства.

Значение редукции в эволюции соцветий *Ulmus*

Процессу редукции издавна придавали большое значение в формировании и эволюции соцветий.

Декандоль еще в 1827 г. (Decandolle, 1827) указал, что соцветие типа *thyrsus* (тирсоидное) в процессе редукции может принять форму кистевидного, колосовидного или соцветия в виде клубочков. Вероятно, примером сходного ряда редукции являются и соцветия *Ulmus*.

[1] Sect. *Lancifoliae* (C. Schneider) Grudz status novus. — Ser. *Lanceaefoliae* C. Schneider (1916). Oster Bot. Zeitschrift, 66.

[2] В этих соцветиях иногда развиваются в небольшом числе и тычиночные цветки.

Действительно, нетрудно заметить, что различия между 3 основными группами соцветий *Ulmus* обусловливаются неодинаковой степенью редукции числа цветков и укороченности системы осей.

Анализ соцветий показывает, что эти 2 фактора (редукция числа цветков и укорочение осей) и являются основными направляющими в эволюции соцветий рода. Редукция числа прицветников имеет ограни-

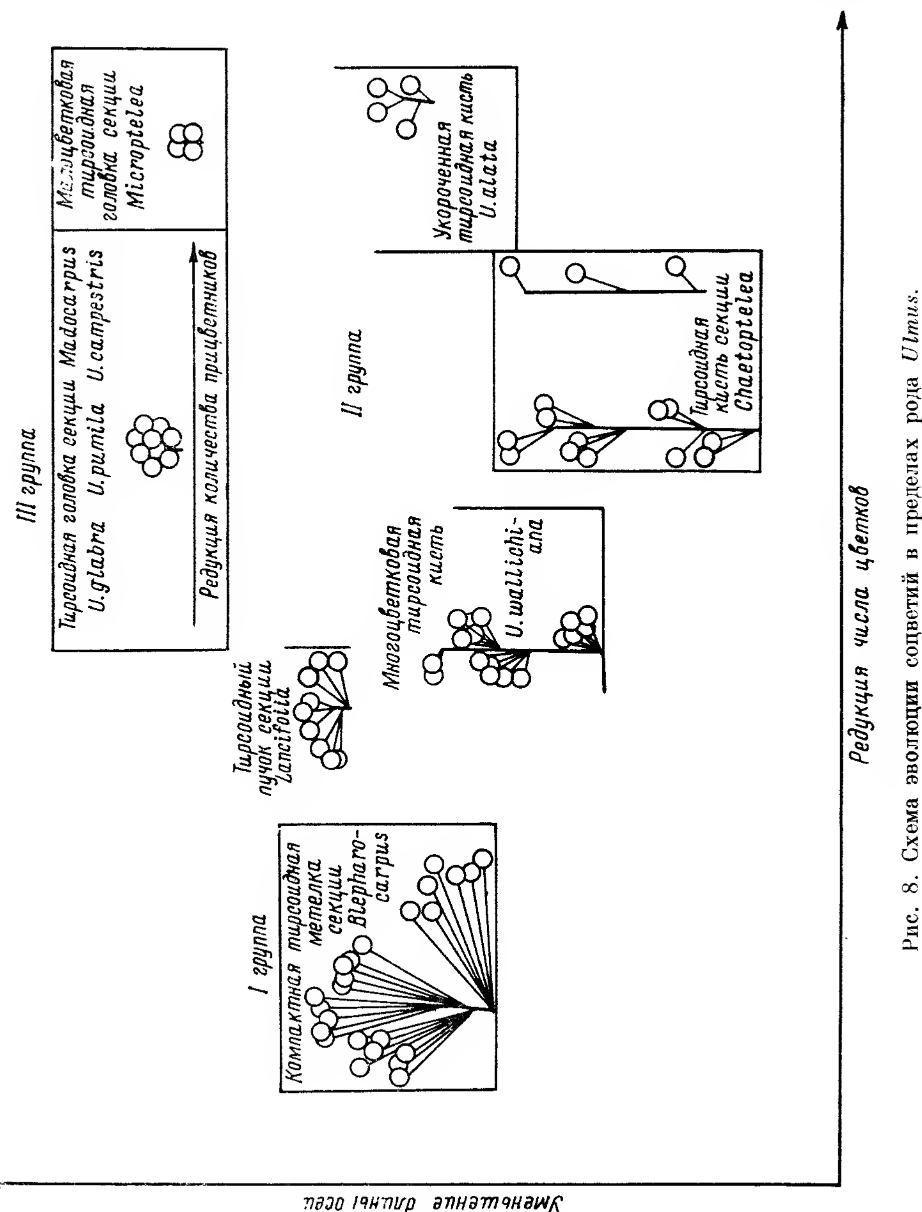


Рис. 8. Схема эволюции соцветий в пределах рода *Ulmus*.

ченное значение, более или менее четко проявляясь лишь в 3-й группе соцветий. Учитывая это, мы строим следующую схему эволюции соцветий рода (рис. 8). Главными направляющими у нас являются: по горизонтали — редукция числа цветков, по вертикали — уменьшение длины главной оси; дополнительные направляющие, которые имеют более ограниченное значение — это ряды укорочения боковых осей (цветоножек) и редукции числа прицветников.

На представленной схеме наиболее специализированные в пределах рода соцветия занимают самое удаленное положение от обеих направляющих. Как видно из схемы, такими являются соцветия 3-й группы,

а именно тип «малоцветковая тирсоидная головка». В этом типе число цветков в парциальных соцветиях и в соцветии в целом сведено к минимуму, и до предела дошло уменьшение длины главной и боковых осей.

Наименее специализированной является 1-я группа соцветий (компактная тирсоидная метелка), сохранившая длинные боковые оси и наибольшее число цветков. На некоторую специализацию ее по сравнению со 2-й группой указывает укороченная главная ось.

2-я группа соцветий является наиболее специализированной по числу цветков в парциальных соцветиях, но длинные цветоножки и особенно удлиненная главная ось указывают на сочетание в этой группе черт высокой специализации с примитивными признаками.

Характерно, что А. Имс (1964) примером редукционного ряда соцветий избрал 3 соцветия *Ulmus*, расположенные в такой последовательности: *U. americana* (1-й тип по нашей классификации), *U. thomasi* (= *U. racemosa* — 2-й тип) и *U. pumila* (3-й тип). Следовательно, он также отнес 2-й тип соцветий к промежуточному между специализированным 3-м и более примитивным 1-м типом.

Рассмотренная схема эволюции соцветий рода *Ulmus* согласуется с общим представлением о примитивности соцветий типа метельчатых, и о большом значении процесса редукции в эволюции соцветий (Zimmermann, 1935; Имс, 1964).

Редукционные ряды соцветий, четко проявляющиеся в пределах рода *Ulmus*, прослеживаются и внутри всего сем. *Ulmaceae*. В этом семействе несомненно к наименее специализированному соцветию должна быть отнесена многоцветковая тирсоидная метелка древнего тропического рода *Holoptelea*, соцветие которого очень близко по строению к компактной тирсоидной метелке *Ulmus*.

Отчетливо намечающаяся у *Ulmus* линия перехода к малоцветковым соцветиям завершается у других родов семейства образованием одноцветковых или 1—3-цветковых плодущих соцветий (*Zelkova*, *Pteroceltis*. *Chaetacme*, *Celtis*, *Hemiptelea*, *Planera*, *Aphananthe*).

Близки к тирсоидной кисти *Ulmus*, но с сильнее редуцированными цветоножками соцветия *Gironniera* (секция *Gironniera*) и почти колосовидные соцветия *Calaunia* (Грудзинская, 1964). Тирсоидную головку имеет один из наиболее специализированных видов гиронниеры — *G. celtidifolia*. Промежуточными между этим типом и тирсоидной метелкой являются соцветия ряда видов *Trema* и т. д.

Таким образом, и в пределах семейства очевидны редукционные ряды соцветий (многоцветковые—одноцветковые соцветия, кистевидные, метельчатые—компактные головчатые соцветия). Даже беглый просмотр соцветий сем. *Ulmaceae* позволяет предположить, что процессы редукции играли важную роль в эволюции соцветий семейства в целом.

В пределах *Ulmaceae* редукционные ряды соцветий наиболее полно выражены у *Ulmus*. Соцветия представителей этого рода в общих чертах отражают большую часть типов соцветий, свойственных *Ulmaceae*.

В заключении считаю приятным долгом выразить искреннюю благодарность Н. Н. Кадену за просмотр рукописи и ряд ценных указаний.

ЛИТЕРАТУРА

Грудзинская И. А. (1964). О тропических родах *Aphananthe* Planch., *Gironniera* Gaud. и *Calaunia* Grudz. gen. n. из сем. *Ulmaceae*. Новости систематики, 1. — Имс А. (1964). Морфология цветковых растений. — Каден Н. Н. (1951). Соплодия и соцветия. Вестн. 6. — Каден Н. Н. (1957). Соцветие. Большая Советская Энциклопедия, 40. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосемянных. — Bechtel A. R. (1921). The floral anatomy of the *Urticales*. Amer. J. Bot., 8. — Čelakovsky L. J. (1893). Gedanken über eine Zeitgemässe Reform der Theorie der Blütenstände. Bot. Jahrb. Syst., 16. — Decandolle A. (1827). Organographie végétale. . ., 1. — Eames A. (1961). Morphology of the Angiosperms. — Eckardt T. (1937). Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. Nova Acta Leopold., 5, 26. — Eichler A. W. (1878). Blüthendiagramme, II. — Foster A. S. (1929). Investigation on the morphology and comparative history of development of foliar organs, 1. The foliage leaves and cataphyllary structures in the horse-chestnut *Aesculus hippocastanum* L. Amer. J. Bot., 16, 6—7. — Higgins D. a. T. Arisumi. (1959). Time floral differentiation in *Ulmus americana*, *U. pumila*, *U. carpinifolia*. Bot. Gaz., 120. — Troll W. (1954—1957). Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie, I (1954), II (1957). — Troll W. (1964). Die Infloreszenzen, 1. — Wydler H. (1851). Über die symmetrische Verzweigungsweise dicbotomer Infloreszenzen. Flora, 34. — Zimmerman W. (1935). Die Phylogenie der Angiospermen-Blütenstände. Beihefte Bot. Cblt., LIII, Abt. A.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

INFLORESCENCES OF THE SPECIES OF *ULMUS* L.; THEIR FORMATION, STRUCTURE AND CERTAIN PROBLEMS OF THEIR EVOLUTION

By I. A. Grudzinskaja

SUMMARY

In the representatives of the genus *Ulmus* L. inflorescences are complex, characterized by the thyrsoid type of development, i. e. racemose development of the main axis and cymose development of lateral axes. The development of partial inflorescences, follows the type transitional from dichasial to monochasial cyme.

Three groups of inflorescences are distinguished by the author within the genus *Ulmus*: (1) paniculiform (the type being the thyrsoid panicle characteristic of the section *Blepharocarpus*); 2) racemose (the types being the thyrsoid racemes in the sections *Chaetoptelea* and *Trichoptelea*); 3) capitate (the types being the thyrsoid capitula in the sections *Madocarpus* and *Microptelea*). The differences between these three types of inflorescences are the result of an unequal degree of reduction of the number of florets and of the shortening of the main axis and the lateral axes. Within the genus *Ulmus* L. these two factors can be regarded as leading in the evolution of inflorescences. The specialization of inflorescences proceeded in the direction from the first to the third group (the latter being the most specialized one).

УДК 582.542 : 581.162

Светлой памяти моей дочери Аси

А. Н. Пономарев

НЕКОТОРЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ЗЛАКОВ К ОПЫЛЕНИЮ ВЕТРОМ

С 3 рисунками

(Получено 6 III 1965)

Злаки — типичнейшие анемофилы. Ветроопыление у них вторично. Несмотря на это, у них выработались весьма совершенные приспособления к нему. Последние, будучи своеобразными, едва ли уступают по своей эффективности в обеспечении опыления соответствующим приспособлениям у наиболее специализированных энтомофилов. В связи с этим злаки представляют превосходный объект для изучения эволюционного значения анемофилии и адаптаций к ней.

В качестве приспособлений к опылению ветром обычно рассматриваются следующие особенности морфологии цветка злаков: отсутствие околоцветника, раскачивающиеся пыльники, обилие, сыпучесть и летучесть пыльцы, большая поверхность и долговечность рылец, уменьшение числа семязачатков в завязи до одного, нередко андромоноэцичность и т. д. Эти адаптации цветка злаков к опылению ветром хорошо известны, хотя не все вполне бесспорны.[1] Здесь речь пойдет не о них, а совсем о других чертах антэкологии злаков, имеющих, по нашему мнению, первостепенное приспособительное значение для их перекрестного опыления при помощи ветра. Мы имеем в виду приуроченность цветения каждого вида злаков к определенному периоду суток и зависимость его от условий погоды. Это явление было замечено и первоначально изучено еще Гильдебрандом (Hildebrand, 1873) и Годроном (Godron, 1873), но в дальнейшем мало привлекало внимание ботаников и агрономов. Достаточно указать, что в монографии Р. Ю. Рожевица (1937: 128) ему уделена только одна строка, а в новейшей сводке по экологии цветка Куглера (Kugler, 1955) о нем даже совсем не упомянуто. Эта замечательная особенность игнорируется и в учебной ботанической литературе, вследствие чего в ней дается искаженное представление о цветении злаков.

В последние годы суточная ритмика цветения злаков неоднократно подвергалась специальному исследованию (Hyde a. Williams, 1945; Jones a. Newell, 1946; Jones a. Brown, 1951; Пономарев и Букина, 1953; Пономарев, 1954, 1959, 1960б, 1961; Никифорова, 1958; Шамурин, 1958: Пехливанов, 1959; Bochniarz, 1960; Kovacs, 1961; Пономарев и Турбачева, 1962, и др.).

[1] Поль (Pohl, 1937) и А. А. Гроссгейм (1945) подвергали сомнению представление о большем обилии пыльцы у анемофилов, в том числе и у злаков, по сравнению с энтомофилами. Пыльца у злаков обременена крахмалом, тяжелая, малолетучая: она оседает поблизости от продуцирующих растений, вследствие чего переопыление при помощи ветра происходит в основном между ближайшими особями. Так же обстоит дело, судя по литературе, у других анемофилов (см. Пономарев, 1964). Биологическое значение для опыления дальнего воздушного транспорта пыльцы очень сомнительно. Более правильно, видимо, рассматривать наличие у злаков тяжелой пыльцы как одно из приспособлений к ветроопылению.

Сведения по этому поводу имеются и в более ранних работах. Обзор относящейся сюда литературы недавно был сделан нами (Пономарев, 1960а, 1964).

В предлагаемой статье суточная ритмика цветения злаков рассматривается преимущественно в плане ее приспособительного значения для ветроопыления. Наблюдения сделаны нами, начиная с 1952 г., в лесостепном Зауралье (Троицкий заповедник) и в Западном Предуралье (гг. Пермь и Кунгур). Было изучено более 100 видов злаков, произраставших в естественных растительных сообществах, в посевах и на делянках коллекционного питомника.

Исходя из этих наблюдений и литературных данных, можно утверждать, что внетропические злаки Северного полушария из триб *Phalarideae*, *Agrostideae*, *Aveneae*, *Festuceae* и *Hordeae* цветут в световых и климатических условиях средних широт преимущественно утром или некоторое время спустя после полудня. У них вполне отчетливо выражены утренняя и предвечерняя волны цветения, разделенные ясно очерченными полуденной и полуночной паузами. В период пауз цветение злаков явственно затухает, но все же, видимо, не прекращается совсем, поскольку немногие виды из перечисленных триб цветут и пылят около полудня и ночью. Суточная ритмика цветения тропических злаков известна крайне плохо. Насколько об этом можно сейчас судить, у тропических злаков из триб *Andropogoneae* и *Paniceae* нередко бывает ночное и отчасти утреннее цветение.

Исходя из сказанного, можно выделить в пределах сем. *Gramineae* следующие группы злаков по характеру суточной ритмики их цветения: утренние злаки; злаки с двухразовым (утренним и вечерним) цветением в течение суток; ночные злаки; злаки, цветущие круглосуточно; полуденные и послеполуденные (предвечерние) злаки.

Особенно многочисленны утренние злаки. Они зацветают в определенной последовательности, начиная с рассвета до 9—10 час. утра включительно. Таковы, по нашим наблюдениям, следующие виды: *Koeleria gracilis* Pers. (3—7 час.), *Puccinellia tenuissima* Litw. (3—7 час.), *Stipa capillata* L. (3—7 час.), *Alopecurus pratensis* L. (4—8 час.), *A. ventricosus* Pers. (4—8 час.), *Lasiagrostis splendens* (Trin.) Kunth (4—7 час.), *Festuca pratensis* Huds. (4—10 час.), *F. orientalis* Kerner (4—10 час.), *F. arundinacea* Schreb. (5—9 час.), *F. silvatica* Vill. (4—7 час.), *F. gigantea* Vill. (7—10 час.), *Bromus benekeni* Trimen (7—10 час.), *Brachypodium silvaticum* (Huds.) P. B. (7—10 час.), *B. pinnatum* P. B. (6—9 час.), *Secale cereale* L. (6—13 час.), *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (6—9 час.), *C. epigeios* Roth (6—9 час.), *Agropyron tenerum* Vasey (7—10 час.), *Zea mays* L. (9—16 час.), *Lolium perenne* L. (9—11 час.), и др. Перечень утренних злаков можно многократно умножить.

К утренним злакам очень близки злаки с двухразовым (утренним и вечерним) цветением в пределах суток. Такое двукратное цветение отмечено пока лишь у *Holcus lanatus* L., *Bromus arvensis* L., *Anthoxanthum odoratum* L., *Arrhenatherum elatius* (L.) M. et K., *Phleum pratense* L., *Dactylis glomerata* L. (Fruwirth, 1924, Beddows, 1931, Hubbard, 1954).

У перечисленных видов, исключая первые два, утреннее цветение было, по нашим наблюдениям, очень обильным и постоянным, а вечернее — редким, случайным и слабым. Эти виды являются, в сущности, утренними злаками, они цветут обычно с 4—6 до 8—11 час. утра (с различиями в пределах этих сроков у отдельных видов).

Дополнительное вечернее цветение (с 17—18 час. и позднее) наступало у них далеко не всегда; довольно постоянным оно было лишь у душистого колоска, у которого, судя по наблюдениям 1958 г. близ г. Кунгура, утром в соцветии пылило до 16 цветков, а вечером лишь 5—9 цветков. У бухарника *Holcus lanatus*, наоборот, главное цветение бывает, видимо, вечером, а дополнительное — утром, причем опять-таки не ежедневно. Наши

наблюдения над этим видом в коллекционном питомнике Троицкого заповедника более согласуются с данными Кёрнике (Kërnicke, 1885), Хайда и Вильямса (Hyde a. Williams, 1945), нежели Фрувирта (Fruwirth, 1924).

Ночное цветение у северных внетропических злаков представляет редкое явление. Оно отмечено нами пока у немногих видов. У перистых ковылей *Stipa pennata* L. s. srt. и *S. rubens* P. Sm. раскрывание цветков в теплые ночи начиналось в Троицком заповеднике около полуночи — в 23 ч. 30 м.—24 часа при 17.8—19.2° и 69—78% относительной влажности воздуха. Пыление заканчивалось к 4 час. утра при 11.6—15.4°. У *Festuca rubra* L., *Phleum phleoides* (L.) Simk. и *Poa angustifolia* L. цветение часто начиналось поздно вечером (21—22 часа), а пыление продолжалось всю ночь (до 4 и даже до 6 час. утра), причем в околополуночные часы оно было весьма интенсивным. Первоначально казалось, что такое ночное цветение у рассматриваемых видов бывает лишь в теплые ночи (>16°), но затем выяснилось, что оно происходит и при более низкой температуре (около 10° и выше). Однако в более холодные ночи (<8—10°) цветение и пыление у мятлика узколистного и тимофеевки степной отсрочивалось до утра, в связи с чем эти виды сначала причислялись нами к группе утренних злаков.

У тропических злаков из триб *Andropogoneae* и *Paniceae* ночное цветение, видимо, более обычно. Типичные палеотропические злаки *Dichanthium annulatum* Stapf., *D. caricosum* (Br.) A. Camus и *Bothriochloa intermedia* (Br.) A. Camus (*Andropogoneae*) цветут в течение ночи и раннего утра — между 21 час. и 4 час. утра (Оке, 1952). Ночью же цветет *Paspalum notatum* (L.) Fluegge (*Paniceae*), у которого имеется два максимума цветения — наибольший перед полуночью (21 ч. 30 м.—23 ч. 30 м.) и очень незначительный утром, около 7 ч. 30 м. (Hodgson, 1949). Сахарный тростник *Saccharum officinarum* L. цветет на о. Барбадос с 2 час. ночи до 10 час. утра, но наибольшее рассеивание пыльцы происходит у него с 6 до 8 ч. 30 м. утра (McIntosh, 1930). Обыкновенное сорго *Sorghum vulgare* Pers. в Индии (Нагпур, Сурат, Коимбатур) и в Техасе (США) также цветет ночью. В теплые ночи цветение у него начинается около полуночи, а наибольшее количество цветков раскрывается вскоре после полуночи — между 1 и 3 час. В прохладные и влажные ночи цветение сорго смещалось на более поздние утренние часы, иногда задерживалось даже до 8 час. утра (Graham, 1916; Ramanathan, 1924; Ayyangar a. Rao, 1931; Stephens a. Quinby, 1934). В степных условиях Украины и Небраски наиболее обильное цветение происходило уже всегда утром — с 4—5 до 9—10 час. (Jones a. Newell, 1946; Демиденко, 1959).

Пример сорго поучителен. Он показывает, что суточная ритмика цветения этого злака не фиксирована строго; она зависит не только от чередования света и темноты, как это было установлено Стефенсом и Квинби (Stephens a. Quinby, 1934), но и от температуры. В холодные ночи и в средних широтах ночное цветение у сорго заменяется утренним. Нечто подобное, как уже упоминалось, мы наблюдали в холодные ночи у *Phleum phleoides*, *Poa angustifolia*, отчасти у некоторых *Stipa* L. Иначе говоря, между ночным и утренним цветением у злаков нельзя провести резкой грани. Вполне возможно, что тропическим злакам свойственно преимущественно ночное цветение, а внетропическим северным злакам — утреннее, поскольку последние испытывают более или менее значительное ночное охлаждение.[1]

---

[1] Это, конечно, только предположение. Особый интерес представляло бы изучение с этой стороны *Bambusoideae*, но о цветении их мало известно. По наблюдениям К. Ю. Одишария, которому я очень благодарен за сообщаемые ниже сведения, цветки у разных видов бамбуков раскрывались в Сухумском ботаническом саду при оптимальной температуре как ночью, так и днем. Бамбук *Guadua amplexifolia* Presl. цветет в Пуэрто-Рико между 8 час. утра и полуднем (Kennard, 1955). Следовало бы изучить суточную периодичность цветения у гигантских злаков Средней Азии *Erianthus purpurascens* Anderss. *Imperata cylindrica* (L.) P. B., *Saccharum spontaneum* L., являющихся вероятными реликтами тропической полтавской флоры и саваннового прошлого этой страны.

Круглосуточное цветение известно лишь у жемчужного просо *Pennisetum typhoideum* Rich., но и у него оно бывает наиболее интенсивным опять-таки ночью — между 0 и 2 час. при высокой относительной влажности воздуха и пониженной температуре (Ayyangar a. oth., 1933).

Полную противоположность ночным и утренним злакам представляют злаки, цветущие около и вскоре после полудня, т. е. в самое жаркое и сухое время дня. Около полудня цветут, согласно Годрону (1873), некоторые виды *Crypsis* Ait., *Melica* L., *Sesleria* Scop., *Lolium* L. и др. В околополуденное время отмечено также цветение *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski в Центральном Казахстане и Колорадо, *Phleum phleoides* и *Lolium multiflorum* Lam. в Узбекистане (Никифорова, 1958; Dotzenko a. Stegmeier, 1959; Беспалова, 1961). Такое околополуденное цветение (с 10—11 до 15—16 час.) наблюдалось нами в умеренно теплые дни (16—23°) у *Lolium multiflorum*, *L. temulentum* L., *L. remotum* Schrank и *Clinelymus dauhricus* (Turcz.) Nevski в Троицком заповеднике. В очень жаркие дни с температурой около и выше 30° эти же виды вели себя совершенно иначе — цветение у них начиналось в 17—19 час. Нельзя, следовательно, резко отграничить полуденные злаки от послеполуденных.

Злаки предвечерней волны (послеполуденные) цветут обычно в пределах с 14—15 до 19—20 час., т. е. уже тогда, когда проявляется тенденция к спаду дневного зноя, но еще при высокой температуре и низкой относительной влажности воздуха. Таковы, например, многие виды *Agropyron* — *A. repens* (L.) P. B., *A. elongatum* (Host.). P. B., *A. intermedium* (Host.) P. B., *A. pectiniforme* Roem. et Schult., *A. sibiricum* (Willd.) P. B., *A. ruthenicum* Prokud., *A. trichophorum* (Link) Richt.; *Bromus* — *B. inermis* Leyss., *B. riparius* Rehm.); *Festuca* — *F. sulcata* Hack., *F. pseudovina* Hack.; *Agrostis* — *A. alba* L., *A. vulgaris* With., *A. syreistschikowii* P. Sm.; *Avena sativa* L., *Helictotrichon desertorum* (Less.) Pilger, *H. schellianum* (Hack.) Kitagava, *Hordeum brevisubulatum* Link и т. д. Цветение их столь замечательно, что о нем подробно будет сказано несколько дальше.

Насколько нам сейчас известно, суточная ритмика цветения свойственна всем или по крайней мере подавляющему большинству злаков. Это — характернейшая особенность семейства; она связана с его анемофилией. Совмещение цветения особей каждого вида злаков в пределах ограниченного периода суток, иногда очень краткого, очень повышает шансы опыления — попадания на рыльце пыльцы, переносимой воздушными течениями. При таком одновременном и кратком цветении в течение суток у каждого вида создается в соответствующие сроки значительно более высокая насыщенность приземного слоя воздуха пыльцой, нежели она была бы в том случае, когда то же самое количество ее рассеивалось бы непрерывно и постепенно на протяжении нескольких суток подряд.

Суточная периодичность цветения злаков увеличивает не только вероятность, но и эффективность опыления, когда последнее осуществляется в условиях, благоприятствующих более длительному сохранению жизнеспособности пыльцы. Пыльца злаков, как известно, очень чувствительна к сухости воздуха и высокой температуре. Ночь и утро представляют наиболее обычное и благоприятное время для цветения и опыления злаков, поскольку в этот период суток относительная влажность воздуха бывает обычно наибольшей (>70%), а температура — пониженной (<16—18°). Ночные и утренние злаки, следовательно, как бы убегают от дневного зноя и «засухи» и уберегают свою пыльцу от их губительного действия. В связи с этим цветение (раскрывание цветков) и опыление у них в течение суток довольно длительно (4—6 час.), оно нарастает и затухает весьма постепенно (рис. 1). Такое цветение злаков можно назвать постепенным (постепенно нарастающим).

Совсем иначе обстоит дело у послеполуденных злаков. Они цветут при высокой температуре и низкой относительной влажности воздуха. Пыльца их в этих условиях недолговечна; она сморщивается и отмирает вследствие высыхания очень быстро, иногда даже в течение немногих минут.[1]

Тем не менее послеполуденные злаки, например костер безостый и житняк гребневидный, по своей семейной продуктивности отнюдь не отличаются в худшую сторону от утренних злаков. Иначе говоря, опыление, оплодотворение и завязывание зерновок протекает у них, как правило, вполне нормально и успешно, несмотря казалось бы на явно неблагоприятные условия (сухость воздуха, высокая температура) для сохранения жизнеспособности их пыльцы. Послеполуденные злаки хорошо

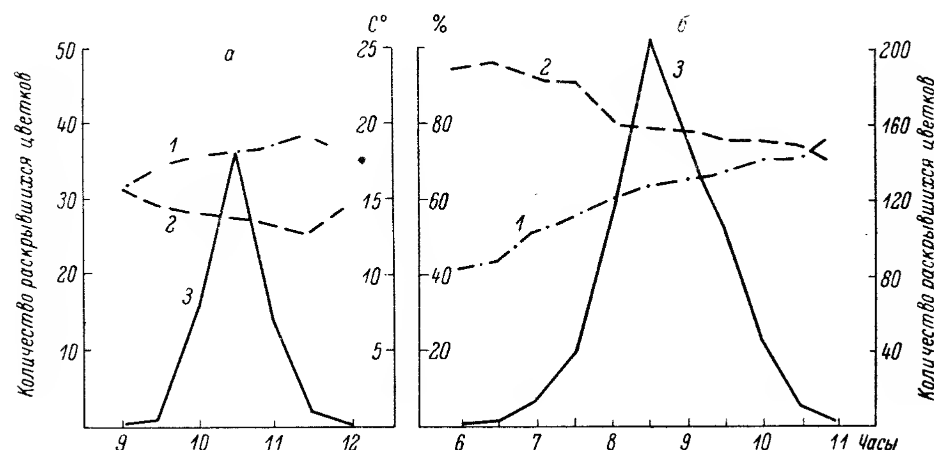


Рис. 1. Постепенно нарастающее цветение утренних злаков.

а — *Agropyron tenerum*, 20 VI 1962; *б* — *Dactylis glomerata*, 4 VII 1961. *1* — температура воздуха; *2* — относительная влажность воздуха (в %); *3* — суточный ход раскрывания цветков.

приспособлены к опылению ветром даже в этих пессимальных ксеротермных условиях, нередко очень жестких. Важнейшим приспособлением такого рода является, по нашему мнению, взрывчатое и порционное цветение их.

Взрывчатое и порционное цветение было первоначально обнаружено нами у костра безостого, житняка гребневидного и пырея ползучего в 1952 г. В дальнейшем оно наблюдалось нами многократно у этих же и у других видов послеполуденных злаков, но не было достаточно тщательно изучено (Пономарев и Букина, 1953; Пономарев, 1954, 1960б). Специальные исследования по этому поводу были проведены в 1960—1962 гг. в Троицком заповеднике при участии студенток Пермского университета Т. П. Турбачевой и М. Б. Русаковой (Пономарев и Турбачева, 1962). Было изучено в течение трех лет цветение у 13 видов послеполуденных злаков: *Agropyron repens*, *A. elongatum*, *A. intermedium*, *A. pectiniforme*, *A. sibiricum*, *A. ruthenicum*, *A. trichophorum*, *Bromus inermis*, *B. riparius*, *Festuca sulcata*, *Agrostis alba*, *Helictotrichon schellianum*, *Hordeum brevisubulatum*.

Методика наблюдений была такова. На 10 соцветиях, отмеченных заранее и находившихся под непрерывным наблюдением в течение суточного периода цветения данного вида (с 13—14 до 19—20 час.), подсчитывались раскрывшиеся цветки через 15 мин. или тотчас же после взрыва цветения. Одновременно измерялись температура и относительная влажность воздуха психрометром Ассмана на уровне соцветий.[1] При подсчетах тычинки у открытых цветков осторожно отрезались ножницами, чтобы не спутать эти цветки с раскрывшимися в последующий срок. При проведении этих наблюдений необходимо тщательно избегать затенения и механического раздражения цветков, так как эти факторы вызывают преждевременное раскрывание их, что может исказить действительный ход цветения.

Цветение у изученных нами видов послеполуденных злаков, относящихся к разным родам (*Agropyron*, *Hordeum*, *Bromus*, *Festuca*, *Agrostis*, *Helictotrichon*), протекает одинаково. Сначала раскрываются в немногих соцветиях единичные цветки — предвестники близящегося цветения. Спустя некоторое время после появления первых раскрытых цветков внезапно происходит массовое, одновременное и стремительное раскрывание цветков в популяции данного вида. Это явление мы и назвали взрывом цветения. Он длится не более 3—5 мин., а у ячменя короткоостистого даже 2—3 мин. Тотчас же начинается пыление. Оно весьма быстротечно и завершается при легком ветре в пределах 8—15 мин., редко более длительно. Характернейшей особенностью взрывчатого цветения послеполуденных злаков является то, что оно осуществляется внезапно и сразу, как бы по мановению волшебной палочки, а не нарастает постепенно, как у утренних и ночных злаков.

Порционное цветение представляет особую форму взрывчатого. В этом случае в течение дня бывает не один, а 2—3 последовательных взрыва цветения. Последнее протекает как бы отдельными толчками или порциями. В интервале между ними раскрывание цветков прекращается полностью, так что отдельные взрывы цветения вполне обособлены и выражены чрезвычайно резко (рис. 2, 3). Межпорционные паузы у *Bromus inermis*, *Agropyron repens*, *A. trichophorum*, *A. intermedium*, *A. ruthenicum*, *A. pectiniforme*, *A. sibiricum* длятся обычно в пределах 30—60 мин., редко до 1.5 часа; лишь однажды у пырея ползучего такая пауза достигла 3 ч. 15 м. У *Festuca sulcata*, *F. pseudovina*, *Helictotrichon schellianum*, *Agrostis alba*, *Hordeum brevisubulatum* межпорционные паузы нередко более коротки (15—20 мин. и менее), вследствие чего отдельные взрывы цветения сливаются вместе. Тогда цветение утрачивает взрывчатый и порционный характер. У одного и того же вида взрывы цветения бывают в разные дни одиночными или порционными. В последнем случае цветки раскрываются как в разных, так и в одних и тех же соцветиях. Условия, способствующие или препятствующие порционному цветению, не вполне ясны. Неоднократные ступенчатые колебания температуры в послеполуденные часы явно стимулируют, а устойчиво высокая температура тормозит последовательные порции цветения.

Взрывчатое и порционное цветение свойственно почти исключительно послеполуденным злакам. Оно наблюдалось также Н. Б. Никифоровой (1958) в Средней Азии. Полуденные злаки с этой стороны не изучены. Из утренних злаков оно известно лишь у ржи, у которой Обермайер (Obermayer, 1916) описал его под названием «Узловых моментов цветения» (Blühknotenpunkten), К. В. Морару (1956) — как «вспышки цветения»,

[1] Сейчас мы еще не можем точно фиксировать длительность жизни пыльцы послеполуденных злаков при разных погодных условиях. Полное сморщивание пыльцы *Agropyron repens*, *A. pectiniforme* и *Bromus inermis*, рассеянной на стенках хорошо проветриваемых целлофановых мешочков, подвешенных на высоте 1 м от поверхности почвы, происходило при 32° и 30%-й относительной влажности воздуха через 5—7 мин. при прямом освещении солнцем и через 15 мин. в тени; при 23.6° и 55%-й относительной влажности пыльца этих злаков сморщивалась через 50—60 мин. Пыльца послеполуденных злаков прорастала плохо или совсем не прорастала, если она высевалась в открытую чашку Петри спустя 15—30 мин. после ее сбора. Наоборот, будучи высеянной тотчас после взрыва цветения и растрескивания пыльников, она прорастала на 30—35%-х растворах агаризированной сахарозы во влажной камере в следующих количествах: у *Agropyron repens* — 37% (среднее за 6 дней), у *Agrostis alba* — 27% (среднее за 5 дней), у *Festuca sulcata* — 32% (среднее за 5 дней), у *Agropyron pectiniforme* — единичные пыльцевые зерна, у *Bromus inermis* — не удалось добиться прорастания пыльцы. Жизнеспособность пыльцы послеполуденных злаков требует дальнейшего изучения.

[1] К сожалению, мы не располагали точечным электротермометром для определения температуры цветков злаков.

а В. А. Банникова (1964б), следуя А. Н. Пономареву (1954), — как «порции цветения».

У изученных послеполуденных злаков взрывы цветения происходили обычно между 14 и 18 час., лишь у немногих видов (*Agrostis alba*, *Hordeum brevisubulatum*) и только в менее жаркие дни они начинались несколько раньше (с 13 час.).

Одиночные и порционные взрывы цветения, так же как и вся предвечерняя волна цветения злаков в целом, обусловлены в основном прогрессирующим понижением температуры после дневного максимума. Так, например, взрывы цветения осуществлялись: у костра безостого 11 VI 1955 при понижении температуры в 17 ч. 20 м. до 28.2°, в 17 ч. 45 м. — до 27.8° и в 18 ч. 35 м. — до 26.8° по сравнению с 29.2° в 15 ч. 30 м. (рис. 2, *а*); у костра берегового 19 VI 1961 при резком падении температуры в 19 ч. 10 м. до 23° по сравнению с 30° в 17 час. (рис. 2, *б*); у житняка сибирского 27 VI 1961 при понижении температуры в 16 ч. 08 м. до 27.6° и в 17 ч. 06 м. до 26.4° по сравнению с 28.0° в 15 час. (рис. 2, *г*); у пырея волосистого 29 VI 1962 при понижении температуры в 15 ч. 30 м. до 23.6° по сравнению с 26.6° в 15 ч. 15 м. (рис. 3, *а*); у пырея удлиненного 6 VII 1962 при понижении температуры в 15 ч. 41 м. до 27.2° по сравнению с 28.4° в 15 ч. 30 м. (рис. 3, *в*); у пырея русского 16 VII 1962 при понижении температуры в 17 ч. 41 м. до 33.8° по сравнению с 34.6° в 17 ч. 30 м. (рис. 3, *е*) и т. д. Падение температуры даже на 0.4° в пределах 10—15 мин. было достаточным для того, чтобы вызвать взрыв цветения, не говоря уже о более значительном, хотя бы постепенном и длительном понижении ее. Подобных примеров привести можно множество. Одновременно происходило, разумеется, более или менее значительное повышение относительной влажности воздуха.

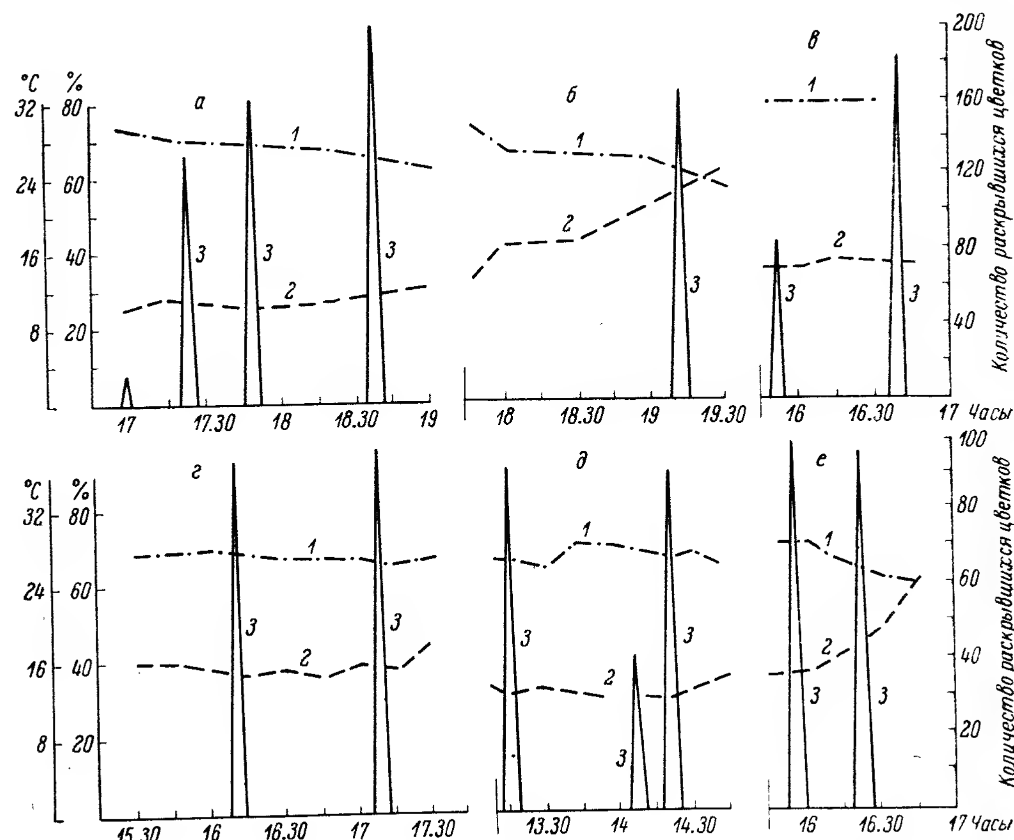


Рис. 2. Взрывчатое и порционное цветение послеполуденных злаков.

а — *Bromus inermis*, 11 VI 1955; *б* — *B. riparius*, 19 VI 1961; *в* — *Agropyron pectiniforme*, 21 VI 1961; *г* — *A. sibiricum*, 27 VI 1961; *д* — *Hordeum brevisubulatum*, 17 VI 1961; *е* — *Festuca sulcata*, 17 VI 1961. *1* — температура воздуха; *2* — относительная влажность воздуха (%); *3* — число одновременно и стремительно раскрывшихся цветков (взрыв цветения).

В очень жаркие и засушливые дни полуденная пауза цветения злаков становится очень резкой и длительной. Послеполуденные злаки как бы цепенеют от зноя. Температура $>30°$ и относительная влажность воздуха $<20\%$ несомненно пессимальны для их цветения. Долгое и томительное ожидание его в эти изнуряющие часы зноя кажется напрасным. В такие дни взрывы цветения запаздывают на 2—4 часа по сравнению с обычными сроками и осуществляются уже после некоторого спада дневного зноя, но часто еще при очень высокой температуре и низкой относительной влажности воздуха. Так, например, у *Festuca sulcata* взрыв цветения произошел 2 VI 1955 лишь между 19 ч. 15 м. и 19 ч. 35 м., с опозданием против обычных сроков примерно на 4 часа, при температуре 29.8° и относительной влажности воздуха 25% (в 15 час. они были равны 34.4° и 18% и в 19 час. — 31° и 21%). В 1953 г. в период цветения *Bromus inermis* (конец

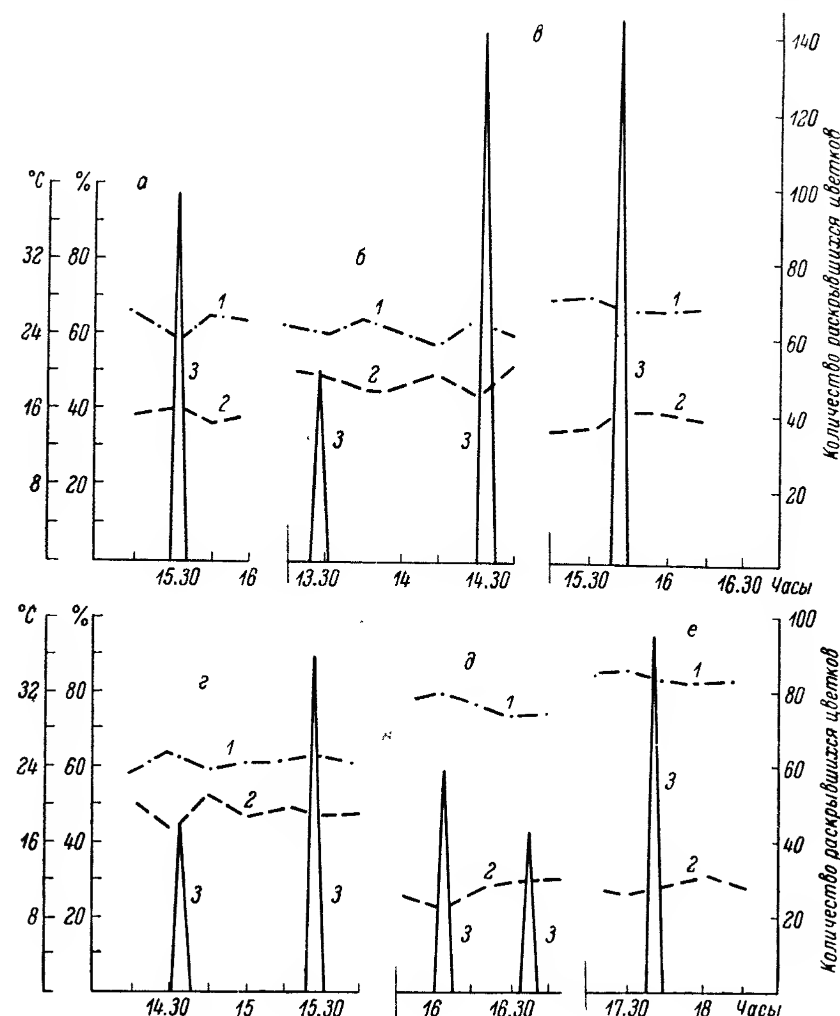


Рис. 3. Взрывчатое и порционное цветение послеполуденных злаков.

а — *Agropyron trichophorum*, 29 VI 1962; *б* — *A. intermedium*, 3 VII 1962; *в* — *A. elongatum*, 6 VII 1962; *г* — *A. trichophorum*, 3 VII 1962; *д*, *е* — *A. ruthenicum*, 11 VII и 16 VII 1962. *1* — температура воздуха; *2* — относительная влажность воздуха (%); *3* — число одновременно и стремительно раскрывшихся цветков (взрыв цветения).

июня—начало июля) стояла умеренно теплая погода: температура в наиболее жаркие послеполуденные часы не превышала 24°. Взрывы цветения в этих условиях осуществлялись у него между 15 ч. 30 м. и 16 ч. 30 м. Иначе обстояло дело во второй декаде июня 1955 г., когда температура в послеполуденные часы держалась на уровне 30—37°. В этом случае костер безостый цвел всегда после 18—19 час. Так, например, взрывы цветения совершились у него 13 VI 1955 с большим запозданием — лишь около 18 ч. 30 м. и 19 ч. 15 м., когда после дневного максимума в 37.4° температура снизилась до 32.4 и 28.2° (относительная влажность воздуха 14 и 21%). Такая задержка цветения в жаркие дни постоянно наблюдалась нами, кроме типчака и костра безостого, также у *Agropyron pectiniforme*, *A. fibrosum*, *Bromus riparius*.

Очень мощные взрывы цветения происходили вследствие резкого падения температуры на 4—8° и более при переносе срезанных соцветий из пышущей зноем степи в прохладное помещение лаборатории. В полевой обстановке также можно стимулировать взрывы цветения, затеняя послеполуденные злаки в соответствующие для их цветения сроки. Однажды, в очень жаркий день 19 VI 1955, мы наблюдали любопытное явление неодновременного зацветания колосьев пырея ползучего на солнце и в тени от здания лаборатории. Линия тени точно разграничивала в заросли пырея нецветущие колосья (на солнце) от цветущих (в тени), причем попадание в тень новых колосьев и вызванное этим понижение температуры стимулировало в них через 5—10 мин. взрыв цветения.

Приведенные факты не оставляют сомнения в том, что понижение температуры после дневного максимума действительно вызывает взрывы цветения. Однако так бывает, видимо, не всегда. Взрывы цветения у послеполуденных злаков наблюдались нами не только при понижении температуры, что бывает часто, но и при последовательных колебаниях ее в ту и в другую сторону. Так, например, у житняка гребневидного 20 VI 1961 первый взрыв цветения осуществился в 16 ч. 10 м. при понижении температуры до 27.4° по сравнению с 31.2° в 15 час., а второй — в 16 ч. 50 м. при новом повышении ее до 29.4°. На следующий день, 21 VI 1961, первый взрыв цветения у житняка произошел в 15 ч. 48 м. при 32°, но колебания температуры не были уловлены, так как солнце то скрывалось за облаками, то появлялось вновь; второй взрыв цветения осуществился в 16 ч. 37 м. при понижении температуры до 31.2° (рис. 2, *в*). У ячменя короткоостистого и типчака 17 VI 1961 было зарегистрировано с 13 до 16 ч. 20 м. 5 взрывов цветения, происходивших при многократных колебаниях температуры в ту и другую сторону в пределах 28.4—25° (рис. 2, *д*, *е*). У пырея среднего 3 VII 1962 первый взрыв цветения произошел в 13 ч. 27 м. при понижении температуры за 15 мин. на 0.6° (с 25 до 24.4°), а вторая порция цветения была отмечена в 14 ч. 32 м. при повышении температуры за 15 мин. с 23.6 до 25.6° (рис. 3, *б*). У пырея русского 11 VII 1962 первой порции цветения в 16 ч. 01 м. предшествовало повышение температуры с 30.8 до 31.8°, а второй порции в 16 ч. 35 м. — понижение ее до 29.6° (рис. 3, *д*). У пырея волосистого 3 VII 1962 колебания температуры перед первой порцией цветения в 14 ч. 32 м. не были уловлены, тогда как второй порции цветения в 15 ч. 26 м. предшествовало сначала понижение ее с 25.6 до 24.8°, затем новое повышение до 25.4° (рис. 3, *г*).

Взрывы цветения в популяции данного вида происходили в открытой степи строго одновременно, по крайней мере на расстоянии 2 км.

Взрывчатое и порционное цветение злаков является весьма своеобразным и очень важным приспособлением их к ветроопылению в жестких ксеротермных условиях послеполуденного времени: благодаря стремительности цветения и опыления пыльца послеполуденных злаков ускользает от губительного действия высокой температуры и сухости воздуха. У них выработалась тончайшая экологическая регуляция одиночных и порционных взрывов цветения, обеспечивающая точную синхронизацию их на значительной площади.

Суточная периодичность цветения и опыления свойственна и другим анемофилам. Некоторые из них цветут утром. Таковы, судя по данным З. Г. Беспаловой (1964) и нашим наблюдениям, степные и лесостепные виды полыней — *Artemisia glauca* Pall., *A. dracunculus* L., *A. marschalliana* Spreng. (подрод *Dracunculus*), *A. sericea* Web., *A. austriaca* Jacq., *A. latifolia* и др. (подрод *Euartemisia*), у которых опыление осуществляется с 7 до 10—11 час. Утреннее цветение отмечено также у ряда анемофильных маревых (Беспалова, 1961). Ветроопыляемые деревья (*Alnus glutinosa* Gaertn., *A. incana* (L.) Moench, *Betula ermani* Cham., *Corylus avellana* L.) в течение суток цветут длительные сроки, но основную массу пыльцы рассеивают около полудня (Rempe, 1937). У дуба *Quercus robur* L. пыление происходит круглосуточно, но ночью раскрывается значительно меньше пыльников, нежели днем (Ромашов, 1955). Интенсивность пыления анемофильных деревьев стоит в прямой зависимости от температуры и в обратной — от влажности воздуха. Некоторые анемофилы цветут и пылят в течение всего светлого периода суток. У клещевины *Ricinus communis* L. рассеивание пыльцы происходит с раннего утра до позднего вечера (с 4 до 20 час.), но наиболее интенсивным оно бывает с 7 ч. 30 м. до 11 ч. 30 м. (Meinders a. Jones, 1950). У конопли *Cannabis sativa* L. пыление протекает примерно таким же образом. У ситников (*Juncus* L.) известно пульсирующее цветение, заключающееся в том, что все особи вида в какой-либо местности или в данном местообитании цветут одновременно в определенные дни, разделенные интервалами, в пределах которых цветение полностью прекращается (Buchenau, 1892). Оно свойственно ситникам с одиночными цветками и малоцветковыми головками (например, *J. balticus* Willd., *J. effusus* L. и др.), но полностью отсутствует у *Luzula* DC.

Пульсирующее цветение особенно выражено в том случае, когда в течение дня оно ограничено немногими, обычно утренними часами.

Нетрудно видеть некоторое сходство между пульсирующим и порционным цветением: в обоих случаях цветение осуществляется порциями, благодаря чему в момент пульсации цветения достигается более высокое содержание пыльцы в воздухе и повышаются шансы перекрестного опыления. Различие же состоит в том, что эти порции цветения в первом случае приурочены к разным дням, а во втором случае — к разным мгновениям одного и того же дня.

Как следует из сказанного, суточная периодичность цветения и опыления у большинства анемофилов фиксирована далеко не в столь узких пределах, как у злаков. Более высокая специализация злаков в этом отношении связана с наличием у них лодикул. Лодикулы следует рассматривать не только в качестве рудимента внутреннего круга околоцветника, но и как приспособление к ветроопылению, поскольку они приобрели в связи с последним новую функцию раздвигания цветочных чешуй (сравни: Дарвин, 1937 : 535). К сожалению, лодикулы с этой стороны почти совсем не изучены (лишь отчасти Misonoo, 1936; Банникова, 1964а), тогда как строение их известно сейчас достаточно хорошо (Добротворская, 1962).

В свое время М. И. Голенкин (1927 : 30) писал, что у анемофильных растений могут быть не менее сложные и поразительные приспособления к опылению, чем у энтомофилов. Суточная ритмика цветения и в особенности взрывчатое и порционное цветение могут служить примером именно таких приспособлений злаков к опылению ветром.

ЛИТЕРАТУРА

Банникова В. А. (1964а). О раскрывании цветков и удлинении тычиночных нитей у злаков. Бот. журн., 5. — Банникова В. А. (1964б). Порционное цветение у ржи. Научн. докл. высш. школы, Биолог. науки, 2. — Беспалова З. Г. (1961). Биология цветения и опыления некоторых эдификаторов степных и пустынных группировок Центрального Казахстана. Матер. Казахст. конф. по проблеме «Биолог. комплексы районов нов. освоения, их рацион. использ. и обогащ.». — Беспалова З. Г. (1964). Цветение и плодоношение некоторых полыней Центрального

Казахстана. Бот. журн., 2. — Голенкин М. И. (1927). Победители в борьбе за существование. — Гроссгейм А. А. (1945). К вопросу о графическом изображении системы цветковых растений. Сов. бот., 13, 3. — Дарвин Ч. (1937). Происхождение видов. — Демиденко Б. Г. (1959). Биология цветения и получение гибридов сорго. Докл. Всес. акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина, 5. — Добротворская А. В. (1962). Морфологические особенности лодикул у некоторых представителей семейства злаковых. Тр. БИНа, сер. VII, 5. — Морару К. В. (1956). О некоторых приспособлениях ржи к перекрестному опылению. Тр. Кишиневск. с.-х. инст., 8. — Никифорова Н. Б. (1958). Материалы по цветению дикорастущих злаков Средней Азии в культуре. Тр. Среднеаз. гос. унив., нов. сер., 137, биолог. науки, 33. — Пехливанов М. С. (1959). Изследования върху биологията на цъфтске на някои многодишна житни треви. Науч. тр. Высш. с.-х. инст. «Васил Коларов», 6. — Пономарев А. Н. (1954). Экология цветения и опыления злаков и люцерны. Бот. журн., 5. — Пономарев А. Н. (1959). О биологической изоляции *Festuca sulcata* Hack. и *Festuca pseudovina* Hack. ДАН СССР, 127, 8. — Пономарев А. Н. (1960а). Экология цветения и опыления злаков. Научн. докл. высш. школы, Биолог. науки, 1. — Пономарев А. Н. (1960б). Суточный ритм и экология цветения и опыления костра безостого *Bromus inermis* Leyss. Научн. докл. высш. школы, Биолог. науки, 3. — Пономарев А. Н. (1961). Клейстогамия у ковылей. Бот. журн., 9. — Пономарев А. Н. (1964). Цветение и опыление злаков. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 114.— Пономарев А. Н. и А. И. Букина. (1953). Суточный ритм цветения и опыления злаков. ДАН СССР, 91, 5. — Пономарев А. Н. и Т. П. Турбачева. (1962). Взрывчатое и порционное цветение злаков. ДАН СССР, 146, 6. — Рожевиц Р. Ю. (1937). Злаки. — Ромашев Н. В. (1955). Биология плодоношения дуба и причины эпизодичности этого процесса. Зап. Харьковск. с.-х. инст., 10. — Шамурин В. Ф. (1958). О суточном ритме и экологии цветения некоторых арктических растений. Бот. журн., 8. — Ayyangar R. G. N. a. Y. P. Rao. (1931). Studies in *Sorghum*. I. Anthesis and pollination. Ind. J.Agric. Sci, 1. — Ayyangar R. G. N., C. Vijiaraghavan a. Y. C. Pillai. (1933). Studies on *Pennisetum typhoideum* Rich. — the pearl millet, Part. l. Anthesis. Ind. J. Agric. Sci., 3, 4. — Beddows A. R. (1931). Seed setting and flowerin in various grasses. Welsh Pl. Breed. Sta. Bull., Ser. H., 12. — Bochniarz J. (1960). Obserwacie nad hiologia kwitnienia traw. Roczniki nauk rolniczych, 83, A-1. — Buchenau F. (1892). Üher die Bestäubungsverhältnisse bei der Juncaceen. Prinsheims Jahrb. fur wiss. Bot., 24, 3. — Dotzenko A. D. a. W. D. Stegmeier. (1959). Pollen shedding in Russian wild ryegrass. Agron. J., 51, 10. — Fruwirth C. (1924). Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung, 2. — Godron A. (1873). De la floraison des Graminées. Mém. Soc. Nation. Sci. natur. Cherhourg, 7. — Graham R. J. D. (1916). Pollination and cross-fertilization in the juar plant (*Andropogon Sorghum* Brot.). Ind. Dept. Mem., bot. ser., 8. — Hildebrand F. (1873). Beobachtungen über die Bestäubungsverhältnisse bei den Gramineen. Monatsber. Kon. Pr. Akad. Wissenschaften zu Berlin. Sept. und Oktober 1872. — Hodgson H. J. (1949). Flowering habits and pollen dispersal in Pensacola Bahia grass *Paspalum notatum* Flugge. Agr. J., 8. — Hubbard C. E. (1954). Grasses (A guide to their structure, identification, uses and distribution in the British isles). — Hyde H. a. D. A. Williams. (1945). Studies in atmospheric pollen. 2. Diurnal variation on the incidence of grass pollen. New Phytolog. 44, 1. — Jones M. D. a. J. G. Brown. (1951). Pollination cycles of some grasses in Oklahoma. Agr. J., 43, 5. — Jones M. D. a. L. C. Newell. (1946). Pollination cycles and pollen dispersal in relation to grass improvement. Nebr. Agric. Exp. Sta. Res. Bull., 148. — Kennard W. C. (1955). Flowering of the bamboo *Guadua amplexifolia* Presl. in Puerto Rico. Lloydia, 18, 4. — Körnicke Fr. (1885). Die Arten und Varietäten des Getreides. — Kovacs K. (1961). Nénány nazai fúfai napi és evi virágzasi ritmusának vizsgalata. Jubil. tudomanyos konfer. A. Magyar tudomanos Akad., Budapest. — Kugler H. (1955). Einführung in die Blütenökologie. — McIntosh A. E. S. (1930). Pollen shedding in cane. Trop. Agric., 7, 11. — Meinders H. C. a. M. D. Jones. (1950). Pollen shedding and dispersal in castor plant, *Ricinus communis* L. Agr. J., 42, 4. — Misonoo C. (1936). Ecological and physiological studies on the blooming of oats flowers J. Fac. Agric. Hokkaido, 37. — Obermayer E. (1916). Untersuchungen über das Blühen und die Befruchtung von Winterrogen und Winterweizen. Zeitschr. Pflanzenzüchtung, 4. — Oke J. G. (1952). Flowering habits of *Dichathum annulatum* Stapf, *Dichanthium caricosum* A. Camus and *Bothriochloa intermedia* (Br.) A. Camus. Proc. Ind. Acad. Sci., Sec. B., 34, 3. — Pohl Fr. (1937). Die Pollenerzeugung der Windblütler. Beih. Bot. Centralbl., 56, Abt. A. — Ramanathan. (1924). Some observations on mendelian character in *Sorghum*. J. Madras Agr. Students Union, 12, 1. — Rempe H. (1937). Untersuchungen über der Verbreitung des Blütenstaubes durch Luftstromungen. Planta, 27, 1. — Stephens J. C. a. J. R. Quinby. (1934). Anthesis, pollination and fertilization in *Sorghum*. J. Agric. Res., 49, 2.

Пермский государственный университет
им. А. М. Горького.

SOME ADAPTATIONS TO ANEMOPHILY IN *GRAMINEAE*

By A. N. Ponomarev

SUMMARY

The diurnal periodicity of flowering of grasses is considered as their most important adaptation to anemophily. This phenomenon was studied in over 100 species of grasses in the Cheliabinsk Region and the Perm Region. On the basis of the author's own studies and of the data of other authors the following groups are distinguished within the family *Gramineae* according to the diurnal rhythm of flowering: the matutinal group, the circum-meridional group, the pre-vespertine (postmeridional) group, the twice-flowering group (with matutinal and vespertine flowering), the nocturnal group and the diurnal-nocturnal group, flowering all the twenty four hours. In the grasses with post-meridional flowering belonging to the genera *Agropyron*, *Bromus*, *Festuca*, *Agrostis*, *Helictotrichon* and some other genera, such phenomena were observed as the «explosive» and «portional» flowering proceeding impetuously and synchronously in each species (fig. 2, 3). It is considered to be an adaptation to the adverse xerothermal conditions of the hot afternoon hours.

УДК 582.475.2 : 581.9 (571.56)

З. М. Науменко

СЕВЕРНЫЙ ПРЕДЕЛ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ДАУРСКОЙ ЛИСТВЕННИЦЫ *LARIX GMELINII* В ПРИКОЛЫМСКИХ РАЙОНАХ

С 1 рисунком

(Получено 20 VI 1964)

Сведения о притундровых лесах и состоянии лесных границ особенно в восточносибирской части Крайнего Севера весьма отрывочны. Между тем потребность в них с каждым годом все возрастает в связи с интенсивным хозяйственным освоением и ростом населения этого края.[1] Это в первую очередь относится к бурно развивающимся приколымским районам, расположенным за Полярным кругом между 156 и 170° в. д. (от Алазейского плоскогорья до верховьев р. М. Анюй).

Специальными ботаническими и лесоводственными исследованиями эти районы затронуты мало. Наиболее значительными материалами общего характера пополнились знания о растительности края в результате рекогносцировочного обследования территории Чукотской землеустроительной экспедицией в 1937—1939 гг., частично — Якутской комплексной землеустроительной экспедицией в 1956 г., а также экспедицией аэрофотолесоустройства в 1956 г. Некоторые новые данные о распространении древесно-кустарниковых пород на Крайнем Северо-Востоке опубликованы А. П. Васьковским (1958).

Орография описываемой территории неодинакова. К западу от устья р. Колымы распространены равнинные, к востоку — горные ландшафты. Западная часть, относящаяся к Колымской низменности, изобилует множеством озер, между которыми расположены лишайниково-моховые и кустарничковые кочкарные тундры, а также тундровые болота. Под промерзшим почвенным покровом из аллювиально-озерных лёссовидных супесей и суглинков широко распространены толщи подземных льдов (Калабин, 1960). Восточная часть представлена Анюйским нагорьем, характеризующимся типично альпийскими формами рельефа с высотными отметками до 1800 м над ур. м. Вертикальная граница леса по склонам гор и водоразделам поднимается здесь на высоту 150—200 м над ур. м. Выше этой полосы основной фон ландшафта создают горные тундры, сменяемые гольцами. Вечная мерзлота распространена повсеместно, достигает глубин 300—400 м и прерывается в основном только под крупными водоемами (рр. Колыма, Мал. Анюй).

По нашим данным, основанным на материалах облета территории, наземного маршрутного обследования отдельных участков и аэрофотосъемки, северная граница распространения даурской лиственницы *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzeneva (*L. dahurica* Turcz.), представленной на этом участке своей восточной расой *L. cajanderi* Mayr, находится на удалении 20—200 км от побережья Восточно-Сибирского моря (см. рисунок). Она проходит вблизи сел Туустах-Сен, Колымская, Михалкино, огибает верховья р. Погынден и севернее сел Алермаут, Билибино, Алискерово по южным склонам Северного Анюйского хребта выходит в верховья р. Мал. Анюй.

Характер группировок, образуемых лиственницей на ее северном пределе в приколымских районах, обнаруживает значительное сходство с характером древесных группировок в тундре восточноевропейского Севера на участке от п-ова Канина до Урала и в пределах Западно-Сибирской низменности (Андреев, 1956). На территории Колымской низменности у своего северного предела лиственница представлена отдельными низкорослыми деревьями или небольшими их группами, приуроченными к повышениям микрорельефа. Южнее деревья распространены в виде небольших разреженных островков, постепенно сменяющихся более крупными участками редкостойных лиственничников и редин (площадью до 500—1000 кв. км и более). В восточной горной части района передние форпосты лиственницы чаще имеют вид довольно компактных групп, куртин или небольших редкостойных лесков (площадью от 1—2 до 30—50 кв. км), приуроченных к террасам речных долин, нижним частям склонов и низким пологим водоразделам. Далее к югу группировки лиственницы становятся более массивными. Они спускаются и в поймы рек, располагаясь вдоль русел неширокой прерывистой полосой. Прирусловые древостои лиственницы отличаются значительной сомкнутостью и производительностью. В пределах Колымской низменности сомкнутые древостои, как правило, не встречаются, в виду отсутствия такого мощного интразонального фактора, благоприятно воздействующего на лесорастительные условия, каким является в восточной части района р. Мал. Анюй с его притоками.

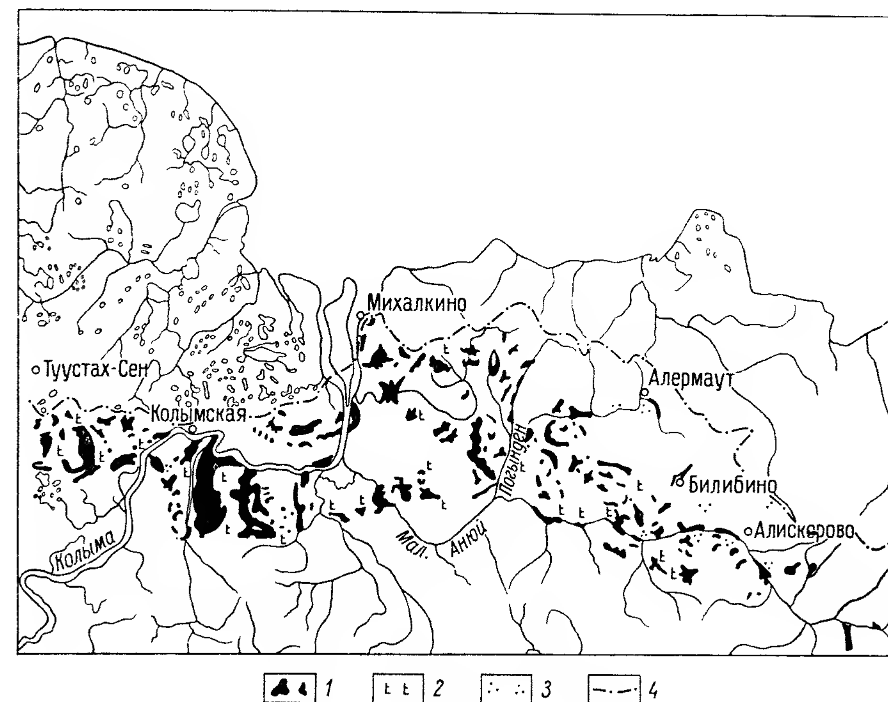


Схема распространения основных массивов и островов даурской лиственницы на ее северном пределе в приколымских районах.

1 — массивы и острова даурской лиственницы, 2 — гари, 3 — редины, 4 — северная граница ареала даурской лиственницы.

Полярная полоса распространения лиственницы даурской в приколымских районах охватывает сопредельную с тундрой территорию на

[1] Предисловие в сб. «Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение» под редакцией Б. А. Тихомирова. 1956 г.

глубину около 200—300 км. Преобладающее развитие имеют здесь безлесные ландшафты — гольцы, тундры, болота, наледи, пески, воды, — занимающие около 62% всей площади. Встречающиеся среди них острова и массивы лиственничных лесов имеют небольшие размеры и сильно рассредоточены по площади. Среднее расстояние между ними составляет 8—10 км, наибольшее — свыше 25—30 км. Облесенность территории колеблется от 9% (восточная часть) до 15% (западная часть района) и составляет в среднем немногим более 10%. На долю вырубок, гарей, погибших насаждений и редин приходится 28% всей площади. Предтундровая полоса характеризуется крайне суровыми климатическими условиями:[1] среднегодовыми температурами воздуха —11.6—13.6°, температурами летних месяцев +8.6—11.3°, незначительным количеством осадков (169—182 мм в год), довольно высокой относительной влажностью воздуха (от 63 до 78%), средней скоростью ветра 2.1—4.0 м/сек., малой продолжительностью безморозного периода (62—81 день), пониженной температурой деятельного слоя почвы в летние месяцы (+10.6° на глубине 0.2 м для пос. Средне-Колымск), большим числом дней без солнца (142 дня для пос. Нижние Кресты). Продолжительность солнечного сияния велика (1924 часа в год для пос. Нижние Кресты).

Часть территории северных приколымских районов, расположенная к югу от притундровой полосы, отличается более массивным и концентрированным размещением лиственничных лесов. Гольцово-тундровые и другие безлесные сообщества занимают здесь менее 40% всей площади. Облесенность территории увеличивается до 20—25%. Вырубки, гари, редины, погибшие насаждения составляют 35—40% общей площади. Климатические условия этой территории, в отличие от сопредельной с тундрой, более благоприятны и характеризуются повышенными летними температурами воздуха (+12.7—13.1°) и деятельного слоя почвы (+13.4° для с. Зырянки), увеличенным среднегодовым количеством осадков (283—286 мм), большей продолжительностью безморозного периода (на 10—30 дней).

Фитоценотические особенности лиственничников на полярном пределе их распространения тесно связаны с геоморфологическими, криогенными и почвенными условиями. В соответствии с этими условиями здесь выделяются 2 крупных ландшафтных комплекса типов леса: пойменный прирусловой (встречается в основном по сравнительно крупным водотокам), и надпойменный, включающий и нагорные лесные сообщества.

В прирусловой части поймы (рр. Мал. Анюй, Погынден и др.), на молодых аллювиальных песчано-илистых наиболее глубоко протаивающих почвах встречаются довольно производительные лиственничники (до 150—180 куб. м древесины на га). В их живом покрове доминируют *Calamagrostis langsdorffii* или *Pyrola incarnata.* Подлесок представлен *Alnus fruticosa*, *Pinus pumila*, *Salix pulchra*, *Rosa acicularis*, *Ribes triste* и некоторыми другими кустарниками.

По периферии поймы и надпойменным низким террасам на древних аллювиальных мерзлотных почвах с небольшой глубиной протаивания и признаками избыточного, часто застойного увлажнения, иногда с развитыми торфянистым и глеевым горизонтами господствуют редкостойные, низкопроизводительные лиственничники (40—80 куб. м древесины на га). В этих лиственничниках в нижних ярусах преобладают кустарнички *Vaccinium uliginosum*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*, травы *Carex lugens*, *C. globularis*, *Eriophorum vaginatum*, иногда *Pyrola incarnata*, мхи из родов *Sphagnum*, *Aulacomnium*, *Polytrichum* и обычно развит подлесок из *Salix baicalensis*, *S. pulchra*, *S. glauca*, *Betula middendorffii*, *B. exilis*.

На делювиально-элювиальных мерзлотных наиболее слабо протаивающих почвах по коренным берегам, высоким террасам и водораздельным пространствам обычны редкостойные низкопроизводительные лиственничники (10—40 куб. м древесины на га) и редины с преобладанием в напочвенном покрове лишайников из родов *Cetraria*, *Cladonia*, *Alectoria*, мхов из родов *Sphagnum*, *Aulacomnium*, *Polytrichum*, *Dicranum*, иногда с мозаичным кустарничково-травяно-мохово-лишайниковым покровом из *Ledum decumbens*, *L. palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Carex globularis*, *Eriophorum angustifolium*, *E. vaginatum* и других растений и перечисленных выше мхов и лишайников.

[1] Прикладной климатологический справочник Северо-Востока СССР, Магадан, 1960.

Приводим описание некоторых характерных типов лиственничников.

Лиственничники с вейниковым покровом. Равнинный берег р. Капервеем высотой 1.2 м близ пос. Билибино, в 10 км от лесной границы. 2 октября 1963 г.

Характеристика древостоя: состав 10Л, средняя высота 16 м, средний диаметр 16.3 см, полнота 0.6, общий запас 145 куб. м на га, VIII класс возраста. Почва дерново-аллювиальная, слаборазвитая, слоистая, мерзлотная.

Морфологически почвенный профиль дифференцирован на следующие горизонты.

A_0A_1 0—5 см — Войлокообразная лесная подстилка из сухих стеблей трав с дерниной, хорошо переплетенной корнями, промерзшая. Переход отчетливый.

B_1 5—13 см — Светло-коричневый супесчаный, с многочисленными корнями трав, сырой, бесструктурный. Переход заметный.

B_2 13—20 см — Светло-коричневый иловатый суглинок, слабо заселенный корнями, мокрый, бесструктурный. Переход заметный.

BC 20—35 см — Желтовато-коричневый супесчаный, с единичными корнями, мокрый, бесструктурный.

С глубины 35 см мерзлый слой.

Нанорельеф мелкобугорчатый, слабо выраженный. Имеются незамкнутые сточные понижения в направлении реки.

Состав нижних ярусов лиственничников представлен в табл. 1.

Приведенный в этой и последующих таблицах список растений, вероятно, неполный, так как некоторые участки описывались уже после выпадения снега.

Моховой покров развит слабо. На участках с ослабленным пойменным режимом (вдоль мелких водотоков или на некотором удалении от более крупных водотоков) участие зеленых мхов (из рода *Hylocomium* и др.) увеличивается.

ТАБЛИЦА 1

Состав кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов лиственничников с вейниковым покровом

Виды	Обилие видов на разных участках		
	1	2	3
Кустарники			
Rosa acicularis Lindl.	sp.	sp.	sp.
Ribes triste Pall.	—	sp.	sol.
Alnus fruticosa Rupr.	—	sp	sp.—cop.$_3$
Betula middendorffii Trautv. et Mey.	—	—	sol.
Salix oblongifolia Trautv. et Mey.	—	—	sp.
S. pulchra Cham.	—	—	sol.
Spirea salicifolia L.	—	sol.	—
Травы и кустарнички			
Calamagrostis langsdorffii (Link) Trin.	cop.$_2$	cop.$_1$	cop.$_3$
Carex lugens Holm.	—	—	sol.
C. accrescens L.	sol.	sol.	sol.
Pyrola incarnata Fisch.	sol.	sol.	sol.
Cacalia hastata L.	sol.	sol.	—
Hedysarum obscurum L. s. l.	un.	—	—
Chamaenerium latifolium (L.) Th. Fries et Lange	—	—	sol.
Equisetum pratense Ehrh.	sp.	sol.	sol.
Rubus chamaemorus L.	—	sol.	—
Vaccinium vitis-idaea L.	—	—	sol.
V. uliginosum L.	—	—	sol.

Подрост лиственницы отсутствует или немногочислен (до 500 штук на га), одиночный и мелкогрупповой, высотой в основном до 0.5 м, жизнеспособный, в возрасте 10—25 лет. Всходы лиственницы встречаются редко. По-видимому, их сохранение затруднено периодическим затоплением и заилением поверхности почвы паводковыми водами.

Лиственничники с грушанковым покровом. Прирусловая часть поймы р. Пырканвеем в 50 м от берега высотой 1.5 м вблизи впадения ее в р. Капервеем, в 19 км от лесной границы. 3 октября 1963 г.

Характеристика древостоя: состав 10Л, средняя высота 14.9 м, средний диаметр 15.8 см, полнота 0.6, общий запас 132 куб. м на га, VII класс возраста. Почва аллювиальная, слаборазвитая, слоистая, мерзлотная.

Морфологически почвенный профиль дифференцирован на следующие горизонты.

A_0 0—10 см — Слабо перегнившая лесная подстилка, со следами заиленности, слабо пронизана корнями, в верхней части промерзшая.

A_1B 10—24 см — Темно-серый иловатый суглинок, слабо пронизан корнями, сырой, бесструктурный.

ВС 24—31 см — Светло-коричневый песчаный, в нижней части крупнопесчаный с галькой, мокрый, бесструктурный.

С глубины 31 см мерзлый слой.

Нанорельеф слабо бугорчатый, с небольшими понижениями.

Состав нижних ярусов отображен в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Состав кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов лиственничников с грушанковым покровом

Виды	Обилие видов на разных участках			
	1	2	3	4
Кустарники				
Ribes triste Pall.	sol.	sp.	sp.	—
Rosa acicularis Lindl.	sp.	sp.	sp.	sol.
Pinus pumila Rgl.	sol.	—	sol.	cop.$_1$
Betula middendorffii Trautv. et Mey.	sol.	—	—	—
Salix oblongifolia Trautv. et Mey.	—	sol.	sol.	—
S. pulchra Cham.	—	sol.	—	—
Травы и кустарнички				
Pyrola incarnata Fisch.	cop.$_3$	cop.$_2$	cop.$_2$	cop.$_3$
Linnaea borealis L.	sp.	cop.	sp.	cop.
Equisetum pratense Ehrh.	sp.	sp.	sol.	sp.
Calamagrostis langsdorffii (Link) Trin.	sp.	sp.	sp.	sol.
Vaccinium vitis-idaea L.	—	sp.	sp.	sol.
V. uliginosum L.	—	sol.	sol.	—
Poa angustifolia L.	—	—	—	sol.
Carex lugens Holm	sol.	sol.	sol.	—
Ledum decumbens (Ait.) Small	sol.	—	sol.	—

В данном типе леса моховой покров развит лучше, чем в вейниковом, и представлен в основном *Hylocomium proliferum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Aulacomnium turgidum*. При сильном развитии зеленых мхов выделяются варианты лиственничников с грушанково-зеленомошным покровом.

Древостои прирусловых лиственничников с вейниковым и грушанковым покровом характеризуются наибольшей производительностью среди лесов в районах полярного предела лиственницы. Они в основном сохраняют фитоценотические черты, характерные для прирусловых лиственничников других районов Колымы (Науменко, 1964б). В отличие от них они имеют меньшую производительность, их почвы более увлажнены и оттаивают на меньшую глубину, в составе живого напочвенного покрова в большем количестве присутствуют мхи, осоки. В непосредственной близости от северной лесной границы развития мерзлоты и степень насыщения почвы влагой под этими древостоями усиливаются, удельный вес влаголюбивых трав, мхов и кустарничков в составе их живого покрова возрастает, состояние древостоев ухудшается.

Лиственничники с голубичным покровом. Вышедший из зоны затопления участок поймы в 200 м от берега р. Коральвеем, на удалении 10 км от лесной границы. 1 октября 1963 г.

Характеристика древостоя: состав 10Л, средняя высота 12.0 м, средний диаметр 15.1 см, полнота 0.5, общий запас 75 куб. м на га, VIII класс возраста. Почва дерново-аллювиальная, слаборазвитая, слоистая, мерзлотная.

Морфологически почвенный профиль дифференцирован на следующие горизонты.

A_0A_1 0—12 см — Торфянистая подстилка с темноокрашенным неровным и тонким минеральным слоем в нижней части, обильно пронизана корнями, мокрая, сверху промерзшая.

В 12—18 см — Светло-коричневый иловатый суглинок, слабо заселен корнями, мокрый, бесструктурный.

ВС 18—25 см — Светло-коричневый, мокрый, опесчаненный суглинок, с гравием и галькой, бесструктурный.

С глубины 25 см мерзлый слой.

Нанорельеф мелкокочковато-бугристый с небольшими микропонижениями.

Состав нижних ярусов указан в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Состав кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов лиственничников с голубичным покровом

Виды	Обилие видов на разных участках	
	1	2
Кустарники		
Salix baicalensis Turcz.	sp.	—
S. pulchra Cham.	cop.	sp.
Betula exilis Sukacz.	sp.	—
B. middendorffii Trautv. et Mey.	—	sp.
Травы и кустарнички		
Vaccinium uliginosum L.	cop.$_3$	cop.$_2$
Calamagrostis langsdorffii (Link) Trin.	sol.—sp.	sp.
Carex lugens Holm	sol.	sol.—sp.
C. globularis L.	sol.	sol.
Eriophorum vaginatum L.	sp.	sp.
E. angustifolium Roth	sol.	—
Ledum decumbens (Ait.) Small	—	sol.

Моховой покров развит хорошо, состоит из *Aulacomnium turgidum*, *Polytrichum piliferum*, *P. commune*, *Hylocomium proliferum*, *Sphagnum girgensohnii*.

Возобновление лиственницы протекает довольно успешно. На 1 га насчитывается до 2—3 тысяч равномерно рассредоточенных по площади деревцов высотой 0.5—2.8 м, в возрасте 10—40 лет. Подрост встречается одиночно и мелкими группами, в своей основной массе он жизнеспособен, с нормальным охвоением.

Лиственничники с мозаичным кустарничково-мохово-лишайниковым покровом. Высокий коренной берег р. Капервеем в 10 км от лесной границы. 30 сентября 1963 г.

Характеристика древостоя: состав 10Л, средняя высота 8 м, средний диаметр 12.5 см, полнота 0.3, общий запас 35 куб. м на га, VIII класс возраста. Почва торфянисто-глеевая, мерзлотная.

Морфологически почвенный профиль дифференцирован на следующие горизонты.

$A_т$ 0—18 см — Чернобурый, торфянистый с включениями и прослойками ила, мокрый, в верхней части мерзлый.

B_g 18—21 см — Темно-серый, с сизоватым оттенком глинистый, оглеенный, мокрый, слабо пронизан корнями, бесструктурный.

C_g 21—24 см — Сизо-коричневый оглеенный мокрый песок с галькой.

С глубины 24 см мерзлый слой.

Нанорельеф кочковатый с небольшими микропонижениями.

Состав нижних ярусов приводится в табл. 4.

Лишайниково-моховой покров сплошной, мощностью 10—15 см, в основном из некоторых видов *Sphagnum* (*S. girgensohnii*, *S. warnstorfii*), *Polytrichum* (*P. commune*, *P. alpinus*), *Pleurozium*, *Hylocomium*, *Cetraria*, *Cladonia* и др.

ТАБЛИЦА 4

Состав кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов в лиственничниках с мозаичным кустарничково-мохово-лишайниковым покровом

Виды	Обилие видов на разных участках	
	1	2
Кустарники		
Betula exilis Sukacz.	sol.	—
Salix glauca	sol.	sol.
Травы и кустарнички		
Salix polaris Wahl.	sol.	sol.
Ledum decumbens (Ait.) Small	$cop._2$	$cop._2$
Vaccinium uliginosum L.	cop.	$cop._2$—$cop._1$
V. vitis-idaea L.	$cop._1$	sp.—$cop._1$
Empetrum nigrum L.	sp.—$cop._1$	sp.
Calamagrostis langsdorffii (Link) Trin.	sol.	sol.
Carex globularis L.	sol.	sol.
C. lugens Holm	—	sp.

Процесс естественного возобновления протекает довольно успешно. На 1 га насчитывается 2—3 тысячи экземпляров подроста лиственницы высотой 0.5—3.0 м, в возрасте 10—80 лет. Подрост приурочен в основном к кочкам и приствольным местоположениям. Однако жизненное состояние основной массы подроста пониженное. Деревца имеют слабый прирост в высоту и редкое охвоение. Ветви некоторых деревцов увешаны лишайником *Alectoria chalybeiformis*.

Редкостойные лиственничники с мозаичным кустарничково-моховым покровом широко распространены на северной границе ареала *L. gmelinii*.

Самые северные очаги лиственницы представлены рединами и редкостойными сообществами типа редин, состав и сложение которых формировались под сильным непосредственным влиянием тундры. Среди этих группировок растительности выделяются лиственничные редины по тундре: кочкарной осоковой, осоково-моховой (*Carex lugens*, *Eriophorum vaginatum*, *Aulacomnium*), кустарничково-моховой (*Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Dicranum*, *Polytrichum*, *Sphagnum*) и мохово-лишайниковой (*Cladonia*, *Cetraria*, *Stereocaulon*, *Aulacomnium*, *Sphagnum*, *Polytrichum*).

Таксационные особенности древесного яруса этих лиственничных редин следующие: средняя высота 4—8 м, средний диаметр 8—13 см, общий запас на 1 га 6—20 куб. м, количество деревьев на 1 га 100—300, максимальный диаметр деревьев 16—24 см.

Растительные группировки подобного рода, как правильно отметили Б. Н. Норин и А. Т. Рахманина (1963), нельзя рассматривать как однородные сообщества. В них представлены угнетенная лесная (древесный ярус) и нормально развивающиеся тундровые (нижний ярус) синузии, причем, во многих случаях неясно, какая из них является доминирующей. Возобновление лиственницы в лиственничных тундровых рединах идет слабо и приурочено, как правило, к микроповышениям, отличающимся более сильным оттаиванием и улучшенным термическим режимом по сравнению с пониженными и промежуточными элементами микрорельефа. В ряде случаев наблюдается появление подроста лиственницы за пределами лесных участков в направлении действия господствующих осенне-зимних ветров. Так, в бассейне р. Мал. Анюй отмечается тенденция к расширению существующих лесных островов и массивов на северо-запад, что совпадает с направлением действующих здесь осенних ветров.

Осень (сентябрь—октябрь) в этом районе характеризуется обычно сухой морозной ветреной погодой и является благоприятным временем для массового разлета семян лиственницы. Жизненное состояние подавляющего большинства экземпляров подроста, за исключением наиболее молодых в возрасте до 25—30 лет, пониженное, у них ограничен прирост в высоту и слабое охвоение.

Деревья, образующие притундровые лиственничники, часто отличаются низкорослостью, необычным внешним видом, причудливостью формы крон и стволов, усиливающимися по мере выхода их на водораздельные участки ландшафта. Так, в древостоях прирусловых лиственничников с вейниковым покровом деревьев с нормальным внешним видом насчитывается 71.6%, а в древостоях водораздельных лиственничников с кустарничково-моховым покровом — только 6.7%. Процесс отпада деревьев в рединах не выражен. Это указывает на высокую приспособляемость (пластичность и жизнестойкость) деревьев лиственницы, произрастающих в крайних условиях среды, что отмечалось Б. А. Тихомировым (1963).

Большое влияние на стабильность северной лесной границы и состояние лиственницы вблизи нее оказывают пожары, уничтожающие участки древесной растительности, самосев лиственницы, жизнеспособные источники обсеменения (деревья, почвенный запас семян), а также изменяющие лесорастительные условия. Известно, что в ряде случаев эти изменения могут быть благоприятными для лесовозобновления, так как связаны с уменьшением мощности живого и мертвого напочвенного покрова (Васильев, 1956), ослаблением мерзлотности и улучшением термического режима почв (Тихомиров, 1933) и др.

Вместе с тем степень положительного влияния лесных пожаров на условия лесовозобновления в разных типах леса неодинакова. Так, в лиственничниках с вейниковым покровом в первое пятилетие после пожаров развивается мощная травяная растительность, в составе которой преобладает *Calamagrostis langsdorffii*, с участием *C. purpurascens* и других злаков, а также *Chamaenerium angustifolium*. С течением времени на поверхности почвы развивается сплошной ковер зеленых мхов (из рода *Hylocomium* и др.). В лиственничниках с грушанковым покровом в первое пятилетие после пожаров в составе травяного покрова на иловатых суглинках доминирующее положение занимает *Calamagrostis langsdorffii*, а на супесях появляется редковатый травостой из *C. langsdorffii* и *Bromus richardsonii*.

В лиственничниках с голубичным, а также мозаичным кустарничково-моховым покровом устойчивые пожары содействуют изреживанию яруса кустарников, значительному выгоранию мхов и подстилки. Сильное воздействие оказывают пожары также на живой и мертвый напочвенный покров в тундровых рединах с кустарничково-моховой и особенно мохово-лишайниковой растительностью. Поэтому возобновление лиственницы на площадях гарей протекает не всегда успешно. Так, на обширных площадях гарей 15—25-летнего возраста (вдоль зимника от пос. Билибино до пос. Н. Кресты), представленных участками приподнятых местоположений с кустарничково-моховым, мохово-лишайниковым, реже голубичным покровом, появился хороший самосев лиственницы в возрасте 10—20 лет. В то же время на гарях прирусловых местоположений с вейниковым покровом по р. Мал. Анюй и ее притокам, а также на гарях в районе Колымской низменности по кочкарной осоковой и осоково-моховой тундре лесовозобновление, как правило, отсутствует.

«Баланс» положительных и отрицательных воздействий пожара на лиственничники у северной границы их распространения в приколымских районах складывается в пользу отрицательных воздействий. Это подтверждается наличием значительных площадей незалесенных гарей, что привело к отодвиганию северного предела леса на некоторых участках (вблизи сел Андрюшкино, Туустах-Сен, Михалкино, в верховьях р. Погынден и др.) на 5—20 км и более к югу, а также к снижению облесен-

ности притундровой территории вследствие появившихся площадей гарей на 9—10%.[1]

Следует сказать, что повышению лесистости северных приколымских районов препятствуют недостатки в организации борьбы с лесными пожарами и лесовосстановительных работ.

В Якутской АССР и в Магаданской области созданы 2 базы авиалесоохраны, однако районы Крайнего Севера они пока что не обслуживают. Наземные профилактические противопожарные мероприятия также осуществляются в ограниченных размерах и локализованы вблизи населенных пунктов.

Лесовосстановительными работами в этих районах начали заниматься лишь в последние 2—3 года. Они осуществляются в небольшом объеме (на площади 200 га в год) и на низком агротехническом уровне. Основным способом содействия лесовозобновлению является удаление верхнего органического слоя при помощи примитивных орудий. С этой целью в 1959—1960 гг. на горных склонах вблизи пос. Билибино был снят полосами, идущими вниз по склону, моховой покров, что положило начало эрозионным процессам.

Объем вырубок леса в приколымских районах ограничен. Тем не менее лесозаготовки сплошными участками ведутся здесь не только в горельниках, но и в жизнедеятельных древостоях. Притундровые защитные лесные полосы установлены только на территории Якутской АССР.

Естественные и антропогенные причины, среди которых ведущее место занимают пожары, содействуют постепенному ослаблению лесозащитного потенциала территории приколымских районов на границе с тундрой, проявляющемуся как в снижении лесистости притундровой полосы, так и в отступлении на некоторых участках северной границы леса к югу.

Современное состояние северной лесной границы на этом участке требует неотложного выделения защитной притундровой лесной полосы с осуществлением в ней особого охранно-восстановительного лесохозяйственного режима. Учитывая особую суровость природных условий Крайнего Северо-Востока, ширину притундровой лесной полосы целесообразно установить в 150—200 км.

В основу лесохозяйственных мероприятий должен быть положен комплекс эффективных мер по обеспечению стабильности существующей северной границы лесов и восстановлению прежнего лесного потенциала территории за счет сведения до минимума необлесившихся площадей гарей и вырубок. Основными из них являются: организация авиалесоохраны притундровой лесной территории, осуществление системы наземных противопожарных мероприятий, запрещение лесозаготовок в жизнедеятельных притундровых лесных островах, обеспечение потребности населения в дровах за счет эксплуатации обширных площадей горельников, проведение активных мер содействия естественному лесовозобновлению на площадях вырубок и гарей.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. (1956). Заселение тундры лесом в современную эпоху. В сб.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 1.— Васильев В. Н. (1956). Растительность Анадырского края. — Васьковский А. П. (1958). Новые данные о границах распределения деревьев и кустарников — ценообразователей на Крайнем Северо-Востоке СССР. Матер. по геолог. и полезн. ископаемым Северо-Востока СССР, 13. — Калабин А. П. (1960). Вечная мерзлота и гидрогеология Северо-Востока СССР. Тр. ВНИИ-1, XVIII. — Науменко З. М. (1964а). Лесные ресурсы Северо-Востока. В кн.: Северо-Восточный экономический район. — Науменко З. М. (1964б). Наиболее производительные типы лиственничников Магаданской области. Тр. Дальневост. н.-и. инст. лесн. хоз., VI. — Норин Б. Н. и А. Т. Рахманина. (1963). Взаимосвязь микроклимата и структуры растительного покрова в лесотундре. Бот. журн., 10. — Овсянников В. Ф. (1930). Поездка в долину р. Анадырь летом 1925 г. Зап. Владивост. отдела Русск. геогр. общ., V. — Тихомиров Б. А. (1933). Пожары зарослей кедрового стланика *Pinus pumila* Rgl. в Пенжинском крае. Бот. журн., 6. — Тихомиров Б. А. (1963). Очерки по биологии растений Арктики. — Тюлина Л. Н. (1959). Лесная растительность среднего и нижнего течения р. Юдомы и низовьев р. Маи.

[1] Следует иметь в виду, что фактическое снижение облесенности составляет 9—18%, однако примерно половина площадей гарей прошлых лет в той или иной степени уже облесена.

Магаданская лесная опытная станция.

THE NORTHERN LIMIT OF THE DISTRIBUTION OF DAHURIAN LARCH IN THE REGIONS ADJOINING THE KOLYMA BASIN

By Z. M. Naumenko

SUMMARY

Larix gmelinii (Rupr.) Kuzen. (*L. dahurica* Turcz.) at the northern limit of its distribution is scattered sparsely as small «islands» surrounded by vast tundras, bogs and bare hills.

The phytocoenotic and the typological characteristics of the larch woods along the borders of the Tundra Zone are closely associated with the geomorphological, hydrological, cryogenous and soil conditions. The natural and anthropogenous factors, among which the fires are of major importance, contribute to the decrease of the forest-protective potential of the area in question. It is an urgent necessity to establish a forest shelter-belt about 150—200 km wide and to accomplish in it a special complex of measures of forest-protection and reforestation.

УДК 582.32 : 581.526.45 : 582.01/07

В. А. Зайкова

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОБИЛИЕ МХОВ В ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ СРЕДЫ

С 2 рисунками

(Получено 16 XI 1964)

В отечественной литературе большая часть работ, посвященных изучению мхов, имеет систематический или флористический характер. Исследований по экологии мхов, в частности о взаимоотношениях между мхами и травянистой растительностью, очень мало. Большая часть таких работ относится к 20—30 годам настоящего столетия.[1] Лишь в последние годы появились отдельные сообщения, касающиеся рассматриваемого здесь вопроса. Б. А. Тихомиров (1952) раскрывает важную роль мхов в защите почек возобновления растений Арктики. В работах М. М. Даниловой (1956) и В. А. Зайковой (1958) выясняются некоторые вопросы взаимовлияния мохового и травяного покровов в отдельных фитоценозах пойменных и суходольных лугов.

Целью настоящего исследования является установление зависимости между обилием и видовым составом мхов и сосудистыми растениями в луговых фитоценозах, располагающихся в различных звеньях эколого-фитоценотических рядов. Одновременно мы попытались выяснить влияние экзогенных факторов (поверхностное внесение минеральных удобрений и извести) на динамику видового состава мохового покрова и отношение мхов к pH субстрата. В литературе имеются некоторые данные о влиянии минеральных удобрений на моховой покров на лугах. Установлено, что при удобрении общая замоховелость уменьшается в 2—5 раз (Запольский, 1941; Зайкова, 1958; Клапп, 1961; Лийв, 1961, и др.). Однако нам не известны исследования изменений видового состава мхов под влиянием удобрений.

Участки ассоциаций, на которых нами проводилось изучение мохового покрова, относятся к наиболее распространенным луговым формациям Карелии, занимающим различные места в системе эколого-фитоценотических рядов (рис. 1):

I — лугоовсяничник злаково-бобово-разнотравный (центр эколого-фитоценотических рядов; настоящие луга; формация лугоовсяничная Festuceta pratensis);

II — обыкновеннополевичник бобово-разнотравный (среднее звено психрофильно-пустошного ряда *А* — ряда уменьшения богатства почв; формация обыкновеннополевицевая Agrosteta tenuis[2]);

III — белоусник злаково-лапчатково-разнотравный (крайнее звено ряда *А*; формация белоусовая Nardeta strictae);

IV — щучник обыкновенноосоково-незамечаемовейничный (среднее звено торфянистого или оксилофильного ряда *В* — ряда увеличения застойного увлажнения; формация щучковая Deschampsieta caespitosae);

V — обыкновенноосочник вздутоосоково-собачеполевицевый (крайнее звено ряда *В*; формация обыкновенноосоковая Cariceta nigrae);

VI — влажноразнотравник манжеточный (переходное звено между рядами *В* и *Д* и промежуточное звено в болотистом или гидрофильном ряду *Д* — ряду увеличения проточного увлажнения; формация влажноразнотравная Humidiherbeta);

VII — остроосочник топянохвощевый (крайнее звено ряда *Д*; формация остроосоковая Cariceta acutae) (см. рис. 1 и работу В. А. Зайковой, 1962).

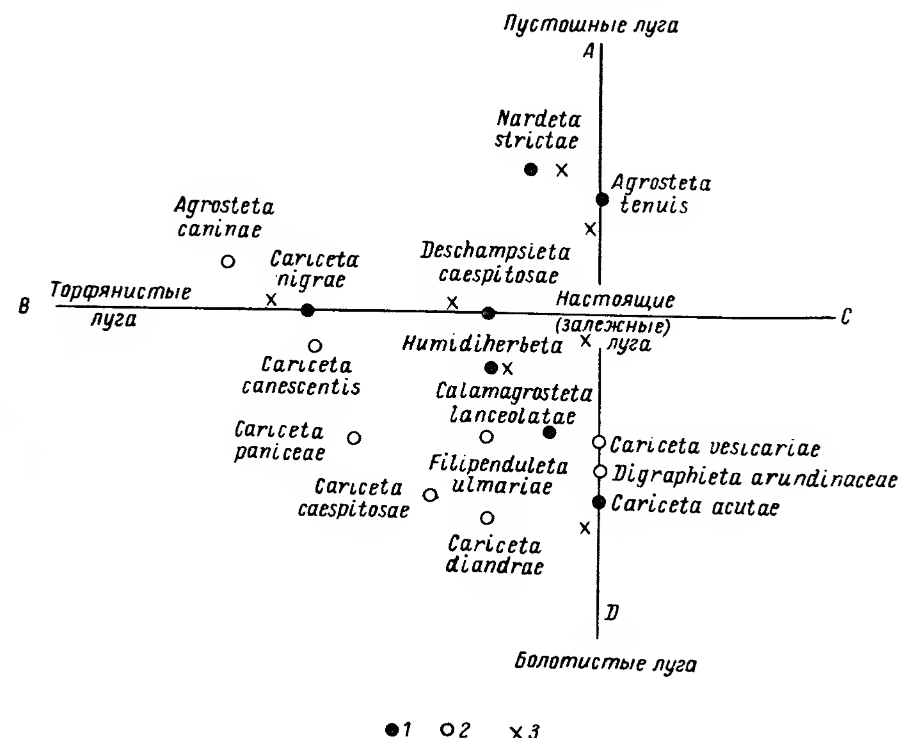


Рис. 1. Схема эколого-фитоценотических отношений луговых формаций Карелии (по М. Л. Раменской, 1958).

1 — широкораспространенные формации; *2* — прочие формации; *3* — формации, в конкретных фитоценозах которых заложены опыты. Ряды луговой растительности: *А* — психрофильно-пустошный, *В* — оксилофильный, *D* — гидрофильный.

Проведение исследований в нескольких различных звеньях эколого-фитоценотического ряда дает возможность интерполировать полученные данные на те ассоциации, которые занимают промежуточное положение между изучаемыми нами ценозами.

На зафиксированной площади конкретного участка ассоциации, равной 100 м², ежегодно путем тщательного осмотра сразу после скашивания травостоя определялась визуально (в процентах покрытия) общая замоховелость. Одновременно определялся процент покрытия почвы отдельными видами мхов и собирались их образцы для определения.[1] Учет проводился одновременно на контрольном (естественном) участке и в варианте опыта с удобрением. Удобрения вносились ежегодно из расчета N_{30-60} P_{30-45}

[1] Обзор этих работ дан в одной из наших статей (Зайкова, 1958).

[2] Нами применена номенклатура, которой пользуется М. Л. Раменская (1958). Согласно этой номенклатуре, мы пишем Agrosteta, а не Agrostideta.

[1] Определение мхов проводилось автором в Отделе низших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР под руководством З. Н. Смирновой.

К$_{40-45}$, известь — дважды (1961—1962 гг.) по 1—2 т/га. Наблюдения и учеты проводились в течение 3 вегетационных сезонов (1961, 1962, 1963 гг.) на лугах фермы Вороново совхоза «Кончезерский» Карельской АССР. Для более полного представления о замоховелости луговых ассоциаций мы приближенно определили объем надземной среды, используемой мхами. Последний вычисляется путем умножения проективного покрытия (выраженного в абсолютных величинах) на среднюю высоту дернинок мха и выражается в м^3 на 100 м^2.

Методика учета урожая надземной массы травостоя была следующей: травостой скашивался с площади 100 м^2 и взвешивался в зеленом состоянии; из него отбирали сноп весом в 1 кг, который высушивали и снова взвешивали; далее находили коэффициент усушки, с помощью которого высчитывали урожай сена с пересчетом на 1 га. В статье приведены величины урожайности при 2-кратном скашивании.

Названия видов цветковых растений в работе даны по «Определителю высших растений Карелии» (Раменская, 1960), мхов — по «Определителю листостебельных мхов Арктики СССР» (Абрамова и др., 1961).

Ассоциация луговоовсяничник злаково-бобово-разнотравный

Луговой участок, являющийся 10—12-летней залежью, расположен в средней части склона террасы р. Суны. Почва дерново-подзолистая, суглинистая, pH солевой дернового горизонта 4.8—5.3.

Травостой сообщества густой, сложный, многоярусный и сомкнутый. Проективное покрытие почвы 90%. В травяном покрове преобладают ценные в кормовом отношении эумезофиты: *Festuca pratensis* cop.$_1$, *F. rubra* sp.$_3$, *Trifolium pratense* sp.$_3$, *Phleum pratense* sp.$_2$. Задернение хорошее. Урожай надземной массы высокий (от 28 до 68 ц/га), в среднем за 3 года учета он равняется 49 ц/га сена.

Моховой ярус в ценозе выражен очень слабо. Проективное покрытие почвы мхами составляет только 15—20%; высота их равна 1.7—2 см, объем надземной среды, занимаемый ими, колеблется в разные годы от 0.3 до 0.4 м^3 на 100 м^2. Видовой состав мхов довольно богатый. В наземном покрове зарегистрировано 11 видов листостебельных мхов. В их составе преобладают мезофильные эвтрофного типа мхи, свойственные начальным стадиям развития луга: *Brachythecium mildeanum* (покрытие 4—10%) и *B. salebrosum* (4—10%). Эти мхи распределены равномерно по всей учетной площади. По микропонижениям встречаются *Mnium rugicum* и *M. cuspidatum* (вместе их покрытие составляет до 7%).

В нижней части склона, где развит более густой травяной покров, в небольшом количестве встречены мхи, свойственные более влажным и тенистым местообитаниям: *Atrichum undulatum* (до 3%) и *Rhytidiadelphus squarrosus* (+). Единично встречаются мезофит *Climactum dendroides* и мхи лесного происхождения *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum commune*. В верхней части склона единично присутствуют характерные для сухих и открытых местообитаний *Polytrichum juniperinum* и *Thuidium abietinum*.

В варианте с удобрением в этом ценозе урожай надземной массы увеличился в 1.5 раза (в среднем с 49 до 74 ц/га), кислотность дернины снизилась до pH — 5.5. В связи с увеличением густоты травостоя резко сократилась видовая насыщенность мохового покрова. В составе мхов остались 6 видов. Из них обилие рода *Mnium* в опыте несколько увеличилось. Видимо, *Mnium rugicum* и *M. cuspidatum* хорошо переносят затенение и положительно реагируют на увеличение богатства почвы. Объем надземной среды мхов уменьшился до 0.1—0.3 м^3 (табл. 1 и 2; рис. 2, *а, б*).

Ассоциация обыкновеннополевичник бобово-разнотравный

Луг представляет собой 30-летнюю залежь. Участок расположен в средней части пологого склона к р. Суне. Травяной покров редкий, невысокий, покрытие почвы 75%. Доминируют в нем *Agrostis tenuis*[1] sp.$_3$—cop.$_1$, *Anthoxanthum odoratum* sp.$_1$—sp.$_3$, *Trifolium spadiceum* sp.$_1$—sp.$_3$, *Ranunculus acer* sp.$_2$.

Почва дерново-подзолистая супесчаная, pH дернины — 4.8—4.9. Задернение почвы слабое вследствие значительной замоховелости. Урожай травостоя колебался от 20 до 24 ц/га, в среднем он равен 23 ц/га. Проективное покрытие почвы мхами достигает 60—70%, высота их слоя равняется 2.5—3 см, объем среды, занимаемой ими, — 1.7—1.8 м^3 на 100 м^2.

В моховом покрове основное место занимают типично луговые мезофильные мхи: *Thuidium recognitum* (25—27%), *Climacium dendroides* (6—17%), *Rhytidiadelphus*

[1] *Agrostis tenuis* Sibth. (*A. capillaris* auct., *A. vulgaris* With.) — полевица тонкая (обыкновенная).

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав и обилие мхов в различных луговых фитоценозах Карелии (на естественных и удобренных участках луга)

Виды		I. Луговоовсяничник злаково-бобово-разнотравный			II. Обыкновеннополевичник бобово-разнотравный			III. Белоусник злаково-лапчатково-разнотравный			IV. Щучник обыкновенно-осоково-незамечаемо-вейничный			V. Обыкновенноосочник вздутоосоково-собачеполевицевый			VI. Влажно-разнотравник манжеточный			VII. Остроосочник топянохвощевый		
		Годы																				
		1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963
		pH (солевой) дернины																				
	К У	5.3 5.5	5.0 5.4	4.8 5.5	4.9 6.0	4.8 5.5	— —	4.4 6.1	3.9 5.7	4.2 4.7	4.7 5.2	3.9 5.1	4.4 4.5	4.5 5.8	4.6 5.6	4.1 5.0	4.7 5.3	3.9 5.2	4.2 5.0	5.1 5.8	5.2 5.3	4.7 5.0
		Процент покрытия почвы мхами																				
Atrichum undulatum (Hedw.) P. B.	К У	+ —	+ +	3 3	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr.	К У	— —	— —	— —	+ —	— —	— —	8 5	10 5	10 5	2 —	+ —	+ —	2 —	— —	— —	2 2	3 +	— —	— —	— —	— —
Brachythecium mildeanum (Schimp.) Milde.	К У	10 —	4 3	6 +	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	+ 5	+ —	— —	— —	— —
B. salebrosum (Web. et Mohr) Br., Sch. et Gmb.	К У	10 4	4 3	6 +	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
Hypnum lindbergii Mitt.(= *Breidleria arcuata* Loeske).	К У	— —	— —	— —	3 3	10 —	8 —	+ —	5 2	+ +	— —	2 +	+ +	3 5	5 15	12 25	— —	— —	— +	2 5	— —	15 15
Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) Schwaegr.	К У	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	30 20	— —	20 15
Bryum sp. Hedw.	К У	— —	— —	— —	10 5	3 6	— 10	+ +	+ —	— +	— —	— —	— —	— —	— —	— —	+ 2	2 3	— —	— —	— —	— —
Calliergon giganteum (Schimp.) Kindb.	К У	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	+ +	+ +	5 10

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды		I. Луговоовсяничник злаково-бобово-разнотравный			II. Обыкновеннополевичник бобово-разнотравный			III. Белоусник злаково-лапчатково-разнотравный			IV. Щучник обыкновенно-осоково-незамечаемовейничный			V. Обыкновенноосочник вздутоосоково-собачеполевицевый			VI. Влажноразнотравник манжеточный			VII. Остроосочник топяноховощевый		
		Годы																				
		1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963
		pH (солевой) дернины																				
	К	5.3	5.0	4.8	4.9	4.8	—	4.4	3.9	4.2	4.7	3.9	4.4	4.5	4.6	4.1	4.7	3.9	4.2	5.1	5.2	4.7
	У	5.5	5.4	5.5	6.0	5.4	—	6.1	5.7	4.7	5.2	5.1	4.5	5.8	5.6	5.0	5.3	5.2	5.0	5.8	5.3	5.0
		Процент покрытия почвы мхами																				
Campylium polygamum (Br., Sch. et Gmb.) Lange et C. Jens.	К	—	—	—	—	—	—	4	—	—	3	8	10	—	+	3	—	—	—	—	—	—
	У	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	2	3	—	8	2	—	—	—	—	—	—
Climacium dendroides (Hedw.) Web. et Mohr.	К	—	—	+	15	6	17	35	30	30	10	5	15	—	—	—	20	20	15	—	—	—
	У	—	—	—	12	5	15	15	20	20	5	3	7	—	4	8	15	10	15	—	—	—
Cratoneurum decipiens (De Not.) Loeske.	К	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	15
	У	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	10
Dicranum bonjeanii De Not.	К	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	2	5	—	—	—
	У	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	+	—	—	—	—
Drepanocladus exannulatus (Br., Sch. et Gmb.) Warnst.	К	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	15	10
	У	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	15	15
Harpanthus flotowianus Nees.	К	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	У	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Hylocomium splendens (Hedw.) Br., Sch. et Gmb.	К	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	У	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Mnium spp., Hedw.	К	+	7	3	10	3	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	5	—	—	—
	У	5	4	12	5	6	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	2	+	—	—	—
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	К	+	—	—	+	2	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	У	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды		I. Луговоовсяничник злаково-бобово-разнотравный			II. Обыкновеннополевичник бобово-разнотравный			III. Белоусник злаково-лапчатково-разнотравный			IV. Щучник обыкновенно-осоково-незамечаемовейничный			V. Обыкновенноосочник вздутоосоково-собачеполевицевый			VI. Влажноразнотравник манжеточный			VII. Остроосочник топяноховощевый		
		Годы																				
		1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963
		pH (солевой) дернины																				
	К	5.3	5.0	4.8	4.9	4.8	—	4.4	3.9	4.2	4.7	3.9	4.4	4.5	4.6	4.1	4.7	3.9	4.2	5.1	5.2	4.7
	У	5.5	5.4	5.5	6.0	5.4	—	6.1	5.7	4.7	5.2	5.1	4.5	5.8	5.6	5.0	5.3	5.2	5.0	5.8	5.3	5.0
		Процент покрытия почвы мхами																				
Polytrichum commune Hedw.	К	—	+	+	—	—	—	3	3	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	У	—	—	—	—	—	—	5	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P. juniperinum Hedw.	К	—	+	+	2	+	+	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	У	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rhytidiadelphus calvescens (Wils.) Broth.	К	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—
	У	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rh. squarrosus (Hedw.) Warnst.	К	+	+	+	3	10	15	—	2	+	—	—	—	—	—	—	10	6	25	—	—	—
	У	1	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	3	10	—	—	—
Rh. triquetrus (Hedw.) Warnst.	К	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	У	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Scapania sp. Dum.	К	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—
	У	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sphagnum contortum Schultz.	К	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	15	15
	У	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	15	15
S. platyphyllum Lindb.	К	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
	У	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды		I. Луговоовсяничник злаково-бобово-разнотравный			II. Обыкновеннополевичник бобово-разнотравный			III. Белоусник злаково-лапчатково-разнотравный			IV. Щучник обыкновенно-осоково-незамечаемо-вейничный			V. Обыкновенноосочник вздутоосоково-собачеполевицевый			VI. Влажноразнотравник манжеточный			VII. Остроосочник топянохвощевый		
		Годы																				
		1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963	1961	1962	1963
		pH (солевой) дернины																				
	К У	5.3 5.5	5.0 5.4	4.8 5.5	4.9 6.0	4.8 5.4	— —	4.4 6.1	3.9 5.7	4.2 4.7	4.7 5.2	3.9 5.1	4.4 4.5	4.5 5.8	4.6 5.6	4.1 5.0	4.7 5.3	3.9 5.2	4.2 5.0	5.1 5.8	5.2 5.3	4.7 5.0
		Процент покрытия почвы мхами																				
S. subsecundum Nees.	К У	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	40 15	65 8	60 —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
S. warnstorfianum Du Rietz.	К У	— —	— —	— —	— —	— —	— —	+ —	+ —	+ —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
Thuidium abietinum (Schwaegr.) Br., Sch. et Gmb.	К У	+ —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
Th. recognitum (Hedw.) Lindb.	К У	— —	— —	— —	27 25	25 4	25 +	— —	+ +	5 —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	30 30	25 12	25 20	— —	— —	— —
Общее проективное покрытие мхами.	К У	20 10	15 10	20 15	70 50	60 25	70 40	50 25	50 30	50 25	15 5	15 5	30 10	50 20	70 35	75 35	70 60	60 35	75 45	60 60	30 30	80 80
Средняя высота слоя мхов в см.	К У	1.7 1	2 2	2 2	2.5 2	3 1.5	2.5 1.5	2.5 2	2.5 2.5	3.5 3	2 1.5	2 2	2.5 2	3.7 2.5	2.7 2.5	3 2.5	3 1.5	3 2	2 1.2	4 4	3 3	3 3
Объем надземной среды, используемый мхами, в м³ на 100 м².	К У	0.3 0.1	0.3 0.2	0.4 0.3	1.7 1	1.8 0.4	1.7 0.6	1.2 0.5	1.2 0.7	1.7 0.7	0.3 0.1	0.3 0.1	0.7 0.2	1.8 0.5	1.9 0.9	2.2 0.9	2.1 0.9	1.8 0.7	1.5 0.7	2.4 2.4	0.9 0.9	2.4 2.4
Урожай надземной массы травостоя (воздушно-сухой вес в ц/га).	К У	28 66	49 88	68 74	24 63	22 42	20 35	13 32	15 37	14 28	34 66	40 50	28 40	15 36	15 26	11 17	23 44	30 51	28 53	20 30	14 17	14 17

Примечание к табл. 1 и 2. К — контрольный вариант; У — вариант с удобрением. Опыт I — *Mnium rugicum* Laur. emend. Tuomik., *M. cuspidatum* Hedw.: опыт II — *M. rugicum*, *M. cuspidatum*; опыт VI — *M. rugicum*, *M. cinclidioides* (Blytt) Hüb.

ТАБЛИЦА 2

Показатели замоховелости и урожай травостоя различных луговых фитоценозов (средние данные за 3 года наблюдений — 1961, 1962, 1963)

		I. Луговоовсяничник злаково-бобово-разнотравный	II. Обыкновенно-полевичник бобово-разнотравный	III. Белоусник злаково-лапчатково-разнотравный	IV. Щучник обыкновенноосоково-незамечаемо-вейничный	V. Обыкновенно-осочник вздутоосоково-собачеполевицевый	VI. Влажноразнотравник манжеточный	VII. Остроосочник топянохвощевый
Проективное покрытие почвы мхами (в %).	К У	18 12	67 38	50 27	20 7	65 30	68 47	57 57
Средняя высота слоя мхов в см.	К У	1.9 1.7	2.7 1.7	2.8 2.5	2.2 1.8	3.15 2.5	2.7 1.6	3.3 3.3
Объем надземной среды мхов в м³ на 100 м².	К У	0.35 0.2	1.8 0.7	1.4 0.7	0.45 0.12	2.0 0.75	1.8 0.72	1.9 1.9
Количество встреченных видов мхов.	К У	11 6	12 8	12 7	5 4	6 4	10 10	7 7
pH (солевой) дернины.	К У	5.0 5.5	4.85 5.7	4.2 5.5	4.3 4.9	4.4 5.5	4.3 5.2	5.0 5.4
Урожай надземной массы травостоя (воздушно-сухой в ц/га).	К У	49 74	23 47	14 32	34 52	14 25	27 47	16 21

squarrosus (3—15%) и *Hypnum lindbergii* [1] (3—10%). В небольшом количестве встречаются лесные мезофильные мхи: *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus* (до 2%). В понижениях микрорельефа распространены *Mnium rugicum*, *M. cuspidatum* (вместе 3—10%) и *Bryum* sp. (3—10%) и единично встречен оксилогидрофит — *Aulacomnium palustre*. Около валунов развиваются дернинки *Polytrichum juniperinum*. Всего встречено 12 видов мхов.

В варианте с удобрением урожай надземной массы травостоя в этом ценозе увеличился в 2 раза (в среднем с 23 до 47 ц/га), а кислотность понизилась до pH — 5.4—6. Общая замоховелость снизилась почти в 2 раза. Высота мхов уменьшилась до 1.5—2 см, объем — до 0.4—1.0 м³. Количество видов мхов уменьшилось до 8. Как и в предыдущем ценозе, в наземном покрове варианта с удобрением остались преимущественно те виды, которые имели наиболее высокую оценку обилия в контроле. Из них резко уменьшилось содержание *Thuidium recognitum* и *Rhytidiadelphus squarrosus* (на 3-й год опыта их покрытие составляло менее 1%). Однако обилие *Climacium dendroides* почти не изменилось, а количество мхов родов *Mnium* и *Bryum* возросло. Вероятно, названные виды мхов хорошо приспособлены к изменению светового и водного режимов, к различному богатству и колебаниям pH субстрата (табл. 1 и 2; рис. 2, *а*, *б*).

Ассоциация белоусник злаково-лапчатково-разнотравный

Луговой участок расположен в прирусловой повышенной части пойменной террасы р. Суны. В его травостое преобладают малоценные по качеству злаки: *Nardus stricta* $sp._3$—$cop._1$, *Festuca ovina* $sp._{2-3}$, *Hierochloë odorata* $sp._{1-2}$; из разнотравья — *Potentilla erecta* $sp._3$, *Ranunculus acer* $sp._2$. Средний урожай за 3 года исследований равен 14 ц/га.

Почва луга торфянисто-слабоподзолистая супесчаная на аллювиальной супеси, pH — 3.9—4.2. Задернение неравномерное. Между дерновинами белоуса обильно развивается моховой покров, проективное покрытие которого в целом составляет 50%, высота мхов колеблется от 2.5 до 3.5 см, объем от 1.2 до 1.7 м³.

Отмечено 12 видов мхов. В связи с заметно выраженным микро- и нанорельефом ценоза в наземном покрове присутствуют мхи с резко различными экологическими свойствами. Основная масса мхов здесь принадлежит также к луговым мезофитам с большой экологической амплитудой (Ладыженская, 1928): *Climacium dendroides* (30—35%), *Hypnum lindbergii* (5%) и *Thuidium recognitum* (до 5%). Однако присутствие оксилогидрофитов *Aulacomnium palustre* (8—10%), *Campylium polygamum* (4%)

[1] *Hypnum lindbergii* Mitt. (=*H. arcuatum* Lindb., *Breidleria arcuata* Loeske).

и *Polytrichum commune* (до 3%), а также единично встреченные сфагновые мхи (*Sphagnum warnstorfianum* [1] и *S. platyphyllum*) указывают на поверхностное временно застойное увлажнение луга. Одновременно на микроповышениях развивается *Polytrichum juniperinum* (2%).

В варианте с удобрением урожай травостоя повысился в 2.5 раза, в среднем с 14 до 32 ц/га, pH дернины поднялся до 4.7—6.0. Замоховелость (общее проективное покрытие мхами и объем надземной среды, используемой ими) уменьшилась в 2 раза, число встреченных здесь видов мхов снизилось с 12 до 7. В моховом покрове опытного варианта не обнаружены мхи с узкой экологической амплитудой (*Polytrichum juniperinum*, виды *Sphagnum*) и с малым процентом покрытия. Среди видов мхов, оставшихся в опыте, доминирует *Climacium dendroides* (15—20% покрытия) (табл. 1 и 2; рис. 2, *а*, *б*).

Ассоциация щучник обыкновенноосоково-незамечаемовейничный

Луг расположен в средней пониженной части пойменной террасы р. Суны. Травостой участка густой, высокий, сомкнутый. Покрытие почвы 90—95%. Основу травостоя составляют *Deschampsia caespitosa* cop.$_1$, *Calamagrostis neglecta* sp.$_3$, *Carex nigra* sp.$_{1-2}$.

Почва торфянисто-перегнойно-суглинистая; pH дернины — 3.9—4.7. Задернение хорошее, замоховелость незначительная (15—30%) и преимущественно по микропонижениям, высота мхов равна 2—2.5 см, объем их среды — 0.3—0.7 м^3. Урожай надземной массы травостоя колеблется от 28 до 40 ц/га, в среднем он равен 34 ц/га.

Состав бриофлоры в этом ценозе сравнительно беден. Из 5 встреченных видов мхов наиболее распространены мезофит *Climacium dendroides* (5—15%) и оксилогидрофит *Campylium polygamum* (3—10%). В незначительном обилии имеются *Aulacomnium palustre*, *Hypnum lindbergii* и печеночный мох *Harpanthus flotowianus*.

При удобрении урожайность травостоя возросла в 1.5 раза (с 34 до 52 ц/га), pH дернины изменился до 4.5—5.2. Замоховелость снизилась в 3 раза (проективное покрытие мхов здесь равно 5—10%, объем их среды — 0.1—0.2 м^3). Резко уменьшилось содержание *Campylium polygamum* (2—3%). Совсем не обнаружен *Aulacomnium palustre* (табл. 1 и 2; **рис. 2, *а*, *б*).**

Ассоциация обыкновенноосочник вздутоосоково-собачеполевицевый

Луговой массив представляет собой приозерную равнину. Травостой его низкий, редкий, проективное покрытие 60%. Доминирующие растения: *Carex nigra* [2] cop.$_1$, *Agrostis canina* sp.$_3$, *Carex inflata* sp.$_2$.

Почва торфяно-глеевая, развитая на озерных глинах. Задернение слабое, замоховелость высокая: проективное покрытие мхами колеблется в разные годы от 50 до 75%, высота — от 2.7 до 3.7 см, объем занятой ими среды — от 1.8 до 2.2 м^3. Урожай травостоя в среднем равен 14 ц/га. Обилие влаги в почве, а иногда и на поверхности луга, разреженность надземной массы сообщества, кислая реакция субстрата (pH дернины — 4.15—4.5) создают благоприятные условия для развития сфагновых мхов. Более половины проективного покрытия мхами принадлежит виду *Sphagnum subsecundum* (40—65%), характеризующемуся узкой экологической амплитудой и встречающемуся в условиях сравнительно обедненных минеральными солями вод. Единично встречаются *Aulacomnium palustre*, *Campylium polygamum*, *Sphagnum platyphyllum*, в несколько большем обилии — *Hypnum lindbergii* (3—12%) и печеночный мох рода *Scapania* sp. (до 5%).

В варианте с удобрением почти в 2 раза увеличился урожай надземной массы травостоя (с 14 до 25 ц/га), понизилась кислотность (pH дернины — 5—5.8) и появились ценные в кормовом отношении злаковые травы. Проективное покрытие и объем надземной среды мхов уменьшились более, чем в 2 раза. Резко уменьшилось количество сфагновых мхов, а на 3-й год опыта они совершенно исчезли. И наоборот, в 2—3 раза здесь увеличилось обилие типичного лугового мезофита *Hypnum lindbergii* (25%). Кроме того, появился не встречавшийся на естественном участке *Climacium dendroides* (4—8%). Следовательно, изменение состава, структуры и продуктивности травостоя влечет за собой резкие изменения в составе и обилии мхов (табл. 1 и 2; рис. 2, *а*, *б*).

Ассоциация влажноразнотравник манжеточный

Луг расположен на озерной террасе в пониженной ее части. Травостой образован в основном *Trollius europaeus* cop.$_1$, сборным видом *Alchemilla* cop.$_1$, *Centaurea phrygia* sp.$_3$. Проективное покрытие почвы 80—90%. Почва дерново-подзолистая, глееватая, тяжелосуглинистая. Задернение ослаблено сильным замоховением; покрытие почвы мхами составляет 60—75%, их высота достигает 2—3 см, а объем среды 1.5—2.1 м^3 на 100 м^2. Урожай травостоя (средний за 3 года учета) равен 27 ц/га, pH дернины — 3.9—4.7.

---

[1] *Sphagnum warnstorfianum* Du Rietz (=*S. warnstorfii* Russ.).

[2] *Carex nigra* (L.) Reichard (*C. goodenoughii* Gay., *C. vulgaris* Fr.) — осока черная (обыкновенная).

В моховом покрове преобладают виды с широкой и средней экологической амплитудой, мезофиты: *Thuidium recognitum* (25—30%), *Climacium dendroides* (15—20%), *Rhytidiadelphus squarrosus* (6—25%). Присутствуют также мхи влажных обитаний, свойственные заболачивающимся лугам: *Aulacomnium palustre* (2—3%) и *Dicranum bonjeanii* (2—5%). Остальные отмеченные здесь 5 видов — мезофильные мхи с малой или средней экологической амплитудой — встречаются единично.

В варианте с удобрением урожай травостоя увеличился почти в 2 раза — до 47 ц/га, pH поднялся до 5—5.2. В наземном покрове опытного участка сохранились все 10 видов мхов, встреченных на контрольном участке. Но общая замоховелость резко уменьшилась в основном за счет *Rhytidiadelphus squarrosus*. Заметно меньше стало также *Dicranum bonjeanii*, *Thuidium recognitum*. Слабее реагировали на изменение структуры (загущение) и уменьшение кислой реакции субстрата *Climacium dendroides* и виды *Mnium*. Объем надземной среды мхов при удобрении уменьшился с 1.5—2.1 до 0.7—0.9 м^3 (табл. 1 и 2; рис. 2, *а*, *б*).

Ассоциация остроосочник топянохвощевый

Луговой массив является приозерным заболоченным низинным лугом. Травостой ценоза высокий, проективное покрытие — 60—70%. Преобладающими растениями являются *Carex acuta* [1] cop.$_1$ и *Equisetum fluviatile* cop.$_1$. Почва участка низинная торфяная. Задернение почвы очень слабое, моховой ярус резко выражен.

Общая замоховелость колеблется в пределах 60—80%, но в годы поверхностного затопления луга (1962 г.) снижается до 30%. Моховой покров этой ассоциации отличается значительной мощностью, его высота достигает 3—4 см, а объем занимаемой им среды — 0.9—2.4 м^3. Всего в моховом покрове насчитывается 7 видов, среди которых преобладают влаголюбивые зеленые и частично сфагновые мхи. Из зеленых мхов наиболее обильны свойственные переувлажненным лугам *Bryum pseudotriquetrum* (20—30%), *Cratoneurum decipiens* (3—15%), *Drepanocladus exannulatus* (10—15%) и *Calliergon giganteum* (до 5%). Из типично луговых мхов присутствует *Hypnum lindbergii* (2—15%). Среди сфагновых мхов преобладает свойственный низинным эвтрофным болотам *Sphagnum contortum* (15%), единично встречен *S. platyphyllum*.

В варианте с удобрением урожай травостоя увеличился мало: в среднем за 3 года с 16 ц/га в контроле до 21 ц/га на опыте; кислотность дернины понизилась также незначительно (pH в контроле 4.65—5.2, в опыте 4.95—5.75). Общая замоховелость в течение 3 лет опыта не уменьшилась. Из влаголюбивых зеленых мхов незначительная тенденция к уменьшению наметилась у *Bryum pseudotriquetrum* и *Cratoneurum decipiens* и, наоборот, к увеличению — у *Calliergon giganteum* и *Drepanocladus exannulatus*. Обилие сфагновых мхов не уменьшилось (табл. 1 и 2; рис. 2, *а*, *б*).

В ценозе остроосокового луга в связи с обильным проточным увлажнением происходит частичное вымывание внесенных удобрений и извести. Поэтому в варианте с удобрением слабо изменяются структура и урожай травостоя, а также водный и кислотный режим среды. Следовательно, слабо изменяются и условия существования мхов.

Всего в рассматриваемых фитоценозах зарегистрировано 29 видов листостебельных (из них 4 сфагновых) и 2 вида печеночных мхов. Наибольшим видовым разнообразием мхов отличаются ценозы настоящих и психрофильно-пустошных лугов (11—12 видов). Несколько беднее бриофлора лугов гидрофильного ряда (7—10 видов) и резко уменьшается видовая насыщенность мохового покрова в ценозах оксилофильного ряда (5—6 видов) (рис. 2, *а*).

Из 29 видов листостебельных мхов наиболее широко распространены и встречаются в различных по экологическим и фитоценотическим особенностям растительных сообществах 3 вида зеленых мхов: *Hypnum lindbergii*, *Climacium dendroides*, *Aulacomnium palustre*. Названные виды отличаются большой амплитудой приспособляемости к водному режиму, различному богатству почв, pH среды, составу высшей растительности и структуре травостоя. Эти 3 вида встречаются в 5—6 ценозах (из 7 изученных) как на минеральных, так и на торфянистых почвах.

В ценозах, развивающихся только на минеральных почвах, встречаются *Thuidium recognitum*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Mnium rugicum*, *M. cuspidatum*, *M. cinclidioides*, *Bryum* sp., *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*. Эти виды встречены в 3—4 изучаемых сообществах и отнесены нами к мхам со средней экологической амплитудой (термин К. И. Ладыженской, 1928). К этой группе также можно отнести *Campylium polygamum* и *Sphagnum platyphyllum*, встретившиеся в 3 сообществах в основном на торфянистых почвах.

---

[1] *Carex acuta* L. (*C. gracilis* Curt.) — осока острая (стройная).

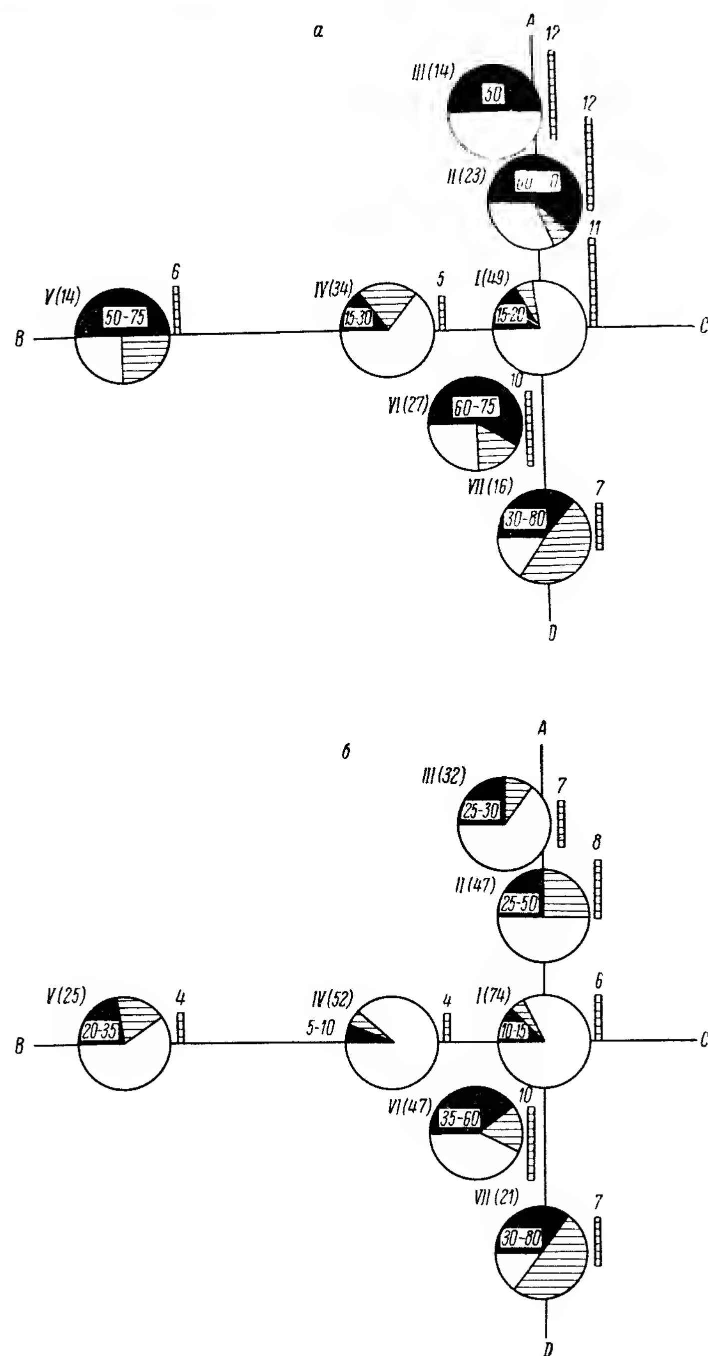


Рис. 2.

а — контрольный (естественный) участок луга, *б* — вариант опыта с удобрением.

A — психрофильно-пустошный ряд луговой растительности, *B* — оксилофильный, *D* — гидрофильный ряд. Ассоциации: I — луговсяничник злаково-бобово-разнотравный, II — обыкновеннополевичник бобово-разнотравный, III — белоусник злаково-лапчатково-разнотравный, IV — щучник обыкновенноосоково-незамечаемовейничный, V — обыкновенноосочник вздутоосоково-собачеполевицевый, VI — влажноразнотравник манжеточный, VII — остроосочник топянохвощевый. *Цифры в кругах* — проективное покрытие почвы мхами в разные годы. *Сектор круга, залитый черным* — наименьший процент покрытия мхами; *заштрихованный сектор* — колебания процента покрытия мхами в разные годы. *Столбики с цифрами около круга* — число встреченных в данном фитоценозе видов мхов. *Арабские цифры в скобках* — средний урожай травостоя в ц/га за 3 года исследований.

Мхи, зарегистрированные в одном, изредка в двух из 7 взятых под наблюдение сообществ, видимо, обладают малой экологической амплитудой в луговых фитоценозах. К ним относятся *Atrichum undulatum*, *Brachythecium mildeanum*, *B. salebrosum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Calliergon giganteum*, *Cratoneurum decipiens*, *Dicranum bonjeanii*, *Drepanocladus exannulatus*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus calvescens*, *R. triquetrus*, *Thuidium abietinum*, а также сфагновые (*Sphagnum contortum*, *S. subsecundum*, *S. warnstorfianum*) и печеночные мхи (*Harpanthus flotowianus* и *Scapania* sp.).

В отношении к pH субстрата определенные экологические группы мхов не наметились. Можно только сказать, что изученные нами луговые мхи принадлежат к эврифильным и оксилофильным видам и встречаются в границах pH дернины — 3.9—6.05.

Проективное покрытие почвы мхами, их высота и объем используемой ими среды, увеличиваются от ценоза, расположенного в центре эколого-фитоценотических рядов (относящегося к лугоовсяничной формации) к ценозам их средних звеньев (принадлежащих к обыкновеннополевицевой, щучковой и влажноразнотравной формациям) и далее к ценозам крайних звеньев этих рядов (белоусовая, обыкновенноосоковая и остроосоковая формации). Исключение составляют лишь отдельные показатели белоусового и остроосокового ценозов.

Для иллюстрации этой закономерности приведем средние за 3 года исследований показатели проективного покрытия, высоты слоя мхов и объема занимаемой ими надземной среды в изучаемых фитоценозах. В ценозе лугоовсяничной формации (центр рядов) проективное покрытие мхами равняется 18%, их высота — 1.9 см и объем 0.35 м^3 на 100 м^2 (табл. 2). Строго закономерно эти показатели увеличиваются к среднему и далее крайнему звеньям в оксилофильном ряду. Так, в ценозе щучковой формации проективное покрытие равно 20%, высота — 22 см и объем мхов 0.45 м^3; в ценозе обыкновенноосоковой формации эти показатели соответственно увеличиваются до 65%, 3.15 см и 2.0 м^3.

В психрофильно-пустошном и гидрофильном рядах закономерность увеличения замоховелости хорошо проявляется в ценозах формаций средних звеньев этих рядов (в обыкновеннополевицевой формации покрытие мхами составляет 67%; высота их равна 2.7 см, объем среды — 1.8 м^3; во влажноразнотравной названные показатели соответственно равны 68%, 2.7 см и 1.8 м^3). И только в крайних звеньях этих рядов (формации белоусовая и остроосоковая) увеличение замоховелости по сравнению с формациями средних звеньев наблюдается не по всем показателям. Так, в ценозе белоусовой формации проективное покрытие (50%) и объем среды занимаемой мхами (1.4 м^3) несколько меньше, чем в обыкновенно-полевицевой формации, но высота мхов здесь уже возрастает (2.8 см). В ценозе остроосоковой формации только проективное покрытие меньше (57%), чем во влажноразнотравной формации (68%), а 2 других показателя замоховелости (высота 3.3 см и объем среды мхов 1.9 м^3) больше (табл. 2).

Если рассматривать все показатели замоховелости по каждому году отдельно, то наиболее полно указанная закономерность проявляется на 3-й (1963) год наблюдений (табл. 1). Урожай надземной массы травостоя в рассмотренных фитоценозах, наоборот, снижается от центра (49 ц/га) к средним (23, 34, 27 ц/га) и крайним (14, 14, 16 ц/га) звеньям рядов. Следовательно, увеличение замоховелости обратно пропорционально продуктивности ценоза (табл. 1, 2; рис. 2, *а*).

В вариантах с удобрением почти во всех фитоценозах произошли изменения в составе, структуре и продуктивности травостоя. Увеличились густота и сомкнутость травостоя, возросла степень участия в травостое растений мезофильного характера, в 1.5—2 раза повысился урожай надземной массы. В связи с изменением фитоценотических особенностей ценозов под влиянием удобрений изменились и условия существования мхов.

Во всех фитоценозах, кроме остроосочника топянохвощевого, на участках с удобрением проективное покрытие мхами, их масса и высота уменьшились в 1.5—2—3 раза. В ценозах психрофильно-пустошного и торфянистого рядов в опыте значительно сократилось и число видов мхов (рис. 2, *б*).

Выявленная для естественных участков луга закономерность увеличения показателей замоховелости и уменьшения урожайности травостоя от ценоза, расположенного в центре эколого-фитоценотических рядов к ценозам их средних и крайних звеньев, проявилась также (за исключением единичных показателей) и на участках с удобрением (табл. 1 и 2; рис. 2, *б*).

Обилие отдельных видов мхов при удобрении также изменилось. У следующих видов мхов проективное покрытие при этом уменьшилось: *Brachythecium mildeanum*, *B. salebrosum*, *Dicranum bonjeanii*, *Campylium polygamum*, *Thuidium recognitum*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Aulacomnium palustre*. Совсем исчезли на опытных участках *Polytrichum juniperinum*, *Sphagnum platyphyllum*, *S. warnstorfianum*, а в последний сезон наблюдения и *S. subsecundum*. Большая часть из перечисленных мхов обладает малой или средней экологической амплитудой.

У некоторых видов мхов, наоборот, в опытном варианте проективное покрытие почти не изменилось, а в ряде случаев даже увеличилось. К ним относятся 2 вида широко распространенных мезофильных мхов: *Climacium dendroides*, *Hypnum lindbergii* и мхи рода *Mnium* тоже мезофильного типа. По-видимому, указанные виды являются более конкурентоспособными при увеличении задернения почвы и загущенности травостоя. Следовательно, при удобрении луга происходит увеличение обилия мезофитов не только среди сосудистых растений, но и среди мхов.

Поверхностное внесение удобрений и извести на луга почти всегда способствует значительному уменьшению замоховелости. Увеличение покрытия и сомкнутости ярусов травостоя при удобрении ухудшает проникновение света и влаги в моховой ярус. Ограничение, а в дальнейшем и полное прекращение синтеза питательных веществ в листьях приводит к уменьшению, а затем и отмиранию мохового покрова.

Уменьшение обилия и исчезновение сфагновых мхов и мхов оксилогидрофитов с широкой и средней экологической амплитудой (*Aulacomnium palustre*, *Campylium polygamum*) при удобрении объясняется, видимо, помимо указанных причин, повышением pH субстрата с 3.9—4.5 до 5—6.1.

Проведенный нами анализ замоховелости луговых фитоценозов с учетом различных показателей ее позволил сделать вывод методического характера.

Чтобы получить наиболее правильное представление об обилии и динамике мохового покрова, помимо проективного покрытия мхов, следует проучитывать их высоту и объем используемой ими надземной среды (проективное покрытие, умноженное на высоту мхов). С учетом этих 3 показателей наметившиеся в наших исследованиях закономерности как на естественных, так и на удобренных участках луга выявляются наиболее четко. Данные же только о проективном покрытии как по годам, так и усредненные не дают полного представления о замоховелости луговых фитоценозов.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Л. И. Савич-Любицкая, З. Н. Смирнова. (1961). Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. — Данилова М. М. (1956). Моховой покров лугов долины реки Камы и его влияние на травяную растительность. Уч. зап. Пермск. гос. унив., X, 1. — Зайкова В. А. (1958). К вопросу о взаимоотношениях между моховым и травяным покровами на лугах. Бот. журн., 1. — Зайкова В. А. (1962). К постановке исследований по поверхностному улучшению луговой растительности Карелии. Бот. журн., 2. — Запольский Г. И. (1941). Действие минеральных удобрений на лугах. В сб. работ Лен. обл. опытн. ст. животновод., 18. — Клапп Э. (1961). Сенокосы и пастбища. — Корчагин А. А. (1926). Взаимоотношения травянистых и лесных ассоциаций в районе учебно-опытного Парголовского лесничества. Журн. Русск. бот. общ., 2, 1/2. — Ладыженская К. И. (1928). Материалы к экологии мхов окрестностей Петергофа. Журн. Русск. бот. общ., 12. — Лийв Я. Г. (1961). Переформирование естественных растительных сообществ в культурные при поверхностном улучшении естественных лугов и пастбищ. В сб. матер. научн. сессии по воп. культурн. пастбищ (янв. 1960 г.). — Раменская М. Л. (1958). Луговая растительность Карелии. — Раменская М. Л. (1960). Определитель высших растений Карелии. — Савич Л. И. и К. И. Ладыженская. (1936). Определитель печеночных мхов севера европейской части СССР. — Савич-Любицкая Л. И. и И. И. Абрамов. (1951). К использованию бриологических данных в геоботанических и некоторых других работах. Бот. журн., 4. — Тихомиров Б. А. (1952). Значение мохового покрова в жизни растений. Бот. журн., 5.

Петрозаводский государственный
университет,
Институт биологии.

THE DEPENDENCE OF THE SPESIES COMPOSITION AND ABUNDANCE OF MOSSES IN MEADOW PHYTOCOENOSES ON THE ENVIRONMENTAL CONDITIONS

By V. A. Zaykova

SUMMARY

The three species of *Bryales*, viz. *Hypnum lindbergii*, *Climacium dendroides* and *Aulacomnium palustre*, are the most widespread and occurring in plant communities widely varying in their ecological and phytocoenotic characteristics. The coenoses of true meadows and of the psychrophilous-wasteland meadows are characterized by a considerable diversity of the species composition of mosses (11 to 12 species per 100 sq. m.).

Considerably poor is the bryoflora of the meadows of the peatland series (5 to 6 species per 100 sq. m.).

The principles governing the increase of mosses content and the decrease of the yield of the sward were established both for the natural (non-fertilized) and for the fertilized portions of meadows, beginning with the coenose situated in the centre of the ecologo-phytocoenotic series of the meadow vegetation and up to the coenoses of the middle and the extreme terminal links of these series.

УДК 581.9 (575.32) (235.211)

Ю. Д. Гусев

ФЛОРА САРЕЗСКОГО РАЙОНА БАДАХШАНА И ЕЕ СВЯЗЬ С ФЛОРОЙ ПАМИРА

С 3 рисунками

(Получено 6 V 1965)

Флора и растительность Бадахшана привлекает к себе в последнее время повышенное внимание ботаников и географов (см. работы О. Е. Агаханянца, С. С. Иконникова, В. К. Луканенковой, Л. Ф. Сидорова и др.). Если Памир к настоящему времени, несмотря на труднодоступность, оказался изучен не хуже, а может быть лучше, чем многие из самых доступных территорий Союза (Станюкович, 1963), то многие районы Бадахшана обследованы пока совершенно недостаточно. Так, в частности, обстоит дело с рядом районов полосы, пограничной с Памиром. Поэтому, границу между Памиром и Бадахшаном проводят по-разному (рис. 1). «Растительность северного Бартангского подрайона не изучена; слабо изучена также и флора его» — писал Н. Ф. Гончаров (1937) четверть века назад; но и теперь по флоре верхнего Бартанга и особенно его притоков (Кудара, Танымас и др.) имеются весьма скудные сведения.

Неизученными до недавнего времени были флора и растительность районов Сарезского озера и Западного Пшарта. Ботаники Памирской экспедиции Академии наук СССР в 1958 г. обследовали эти труднодоступные места Горно-Бадахшанской автономной области (ГБАО). Ботанические материалы экспедиции в основном обработаны и частично опубликованы (Гусев, 1959, 1962; Гусев и Иконников, 1959; Гусев и Сидоров, 1960; Цвелев, 1960, и др.).

Результаты изучения флоры и растительности в бассейне Сарезского озера позволяют лучше понять характер границы между Памиром и Бадахшаном, которую некоторые исследователи отождествляют с границей между Центральной и Передней Азией (Грубов, 1959; Луканенкова и Сидоров, 1961; Сидоров, 1964, и др.).

Материалом для настоящей статьи послужили наши наблюдения во время экспедиции и просмотренные нами в Среднеазиатском гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР многочисленные гербарные образцы из рассматриваемого района ГБАО (сборы С. И. Коржинского — 1897 г., П. А. Баранова и И. А. Райковой — 1934 г., Ю. Д. Гусева, С. С. Иконникова, Г. М. Ладыгиной, В. К. Луканенковой, Л. Ф. Сидорова и Н. Н. Цвелева — 1958 г., а также единичные гербарные экземпляры других коллекторов). Использованы, кроме того, литературные сведения по флоре западной и восточной окраин района Сарезского озера (Агаханянц, 1959; Флора Таджикской ССР, 1957—1963).

Несколько лет назад было опубликовано ботаническое районирование Памира Иконникова (1962, 1963), в которое затем было внесено исправление для крайнего севера ГБАО (Иконников и Ладыгина, 1963). Районы Иконникова близки по рангу к подрайонам, или районам II порядка, Гончарова (1937), принятым в издаваемой «Флоре Таджикской ССР» для других частей Таджикистана.

При взгляде на карту-схему «ботанических районов Памира», приведенную в «Определителе» Иконникова (1963), бросается в глаза сложная конфигурация Джамантальского района, особенно его западной границы (рис. 1). Западную границу этого района иногда считают отрезком границы между крупными природными регионами, но проведена она неточно. Поэтому мы предприняли специальное сравнение флоры (без видов *Taraxacum*) отдельных примерно равных поширотных отрезков района, расположенного на запад от этой границы до Усойского завала, между собой,

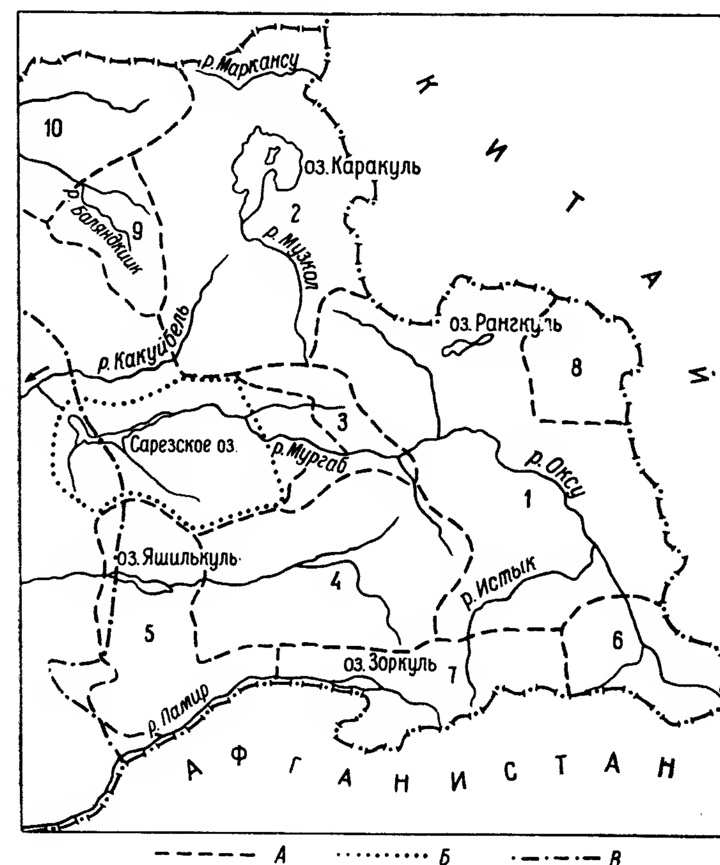


Рис. 1. Флористические районы Памира и Сарезский район Бадахшана.

А — граница «ботанических» районов Памира по С. С. Иконникову (1962, с поправками 1963 г.). Районы: *1* — Центральный, *2* — Каракульский, *3* — Джамантальский (у нас, с дополнением к западу, Мургабский), *4* — Аличурский, *5* — Булун-Кульский, *6* — Юго-Восточный, *7* — Зор-Кульский, *8* — Шад-Путский, *9* — Белянд-Киикский, *10* — Алайский округ. *Б* — граница Сарезского района; *В* — граница между Западным и Восточным Памиром по Н. Ф. Гончарову (1937).

а также с флорой Джамантальского и Центрального районов Памира, расположенных выше в том же бассейне. Оказалось, что в отрезке к востоку от места слияния Зап. Пшарта с Мургабом совсем нет видов, отсутствующих в указанных районах, в то время как в других трех отрезках число видов, не найденных в этих районах, колеблется от 55 до 69, причем многие из них близ Сарезского озера являются обычными доминантами растительных группировок (*Acantholimon parviflorum*, *Arenaria griffithii*, *Artemisia korshinskyi*, *A. persica*, *Ferula grigorjevii*, *Heracleum olgae*, *Lagochilus schugnanicus*, *Lonicera olgae*, *Piptatherum purpurascens*, *Salsola montana* и др.). Отсюда мы делаем вывод: границу между соседними флористическими районами следует здесь провести немного восточнее места слияния Зап. Пшарта с Мургабом (выше урочища Чотту-Кой).

Вновь очерченный район к западу от этой границы можно назвать Сарезским флористическим районом, а район к востоку — Мургабским (рис. 1). Северная и южная границы Сарезского района, проведенные по заснеженным гребням высоких хребтов Музкол и Базар-Дара, выражены достаточно четко; западная граница, пока довольно условно, проведена ниже Усойского завала и по спускающимся к нему отрогам Музкола и Рушанского хребта.

Природа Сарезского района ближе к природе Бадахшана, чем Памира. Рельеф глубоко рассеченный, резко эрозионного характера. Амплитуда высот от 3240 м (уровень зеркала Сарезского озера) до 5930 м над ур. м. Высота снеговой линии колеблется от 4900 до 5200 м. Более половины площади покрыто осыпями, скалами, снежниками и ледниками. Климат очень холодный. Максимум осадков в конце зимы и весной, их годовая сумма в нижних поясах от 130 до 300 мм. Почвы, там где они есть, скелетные, слаборазвитые, в основном типа высокогорных сероземов.

Растительность района несомненно относится к бадахшанскому типу по К. В. Станюковичу (1960).

В гемикриофитной ступени — 3240—4000 (4100) м над ур. м. господствуют растительность осыпей и полынные пустыни; обычны терескеновые пустыни и колючеподушечники; участки степей, солянковых пустынь, колючетравья, пойменных лугов и древесно-кустарниковой растительности встречаются часто, но занимают небольшие площади; роль полусаванн и других типов растительности ничтожна.

В эукриофитной ступени — 4000 (4100)—4600 (4700) м над ур. м. господствуют подушечники и криофильное низкотравье; часто встречаются небольшие участки пустынь, степей и лугов.

Выше, до высоты 4800 (4900) м, расположена гиперкриофитная ступень с единичными растениями.

К настоящему времени в Сарезском районе известно 384 вида сосудистых растений, относящихся к 184 родам и 48 семействам. Ниже впервые приводится список флоры района, указана высота местонахождений.

Polypodiaceae: *Cystopteris filix-fragilis* Borhass, 3400—4250 м над ур. м.

Ephedraceae: *Ephedra fedtschenkoi* Pauls., 3600—4000; *E. gerardiana* Wall., 3250—4450; *E. glauca* Rgl., 3250—3530; *E. regeliana* Florin, 3300—4200.

Cupressaceae: *Juniperus semiglobosa* Rgl., 3320—3860.

Potamogetonaceae: *Potamogeton filiformis* Pers., 3350; *P. pamiricus* Baagoe, 3300.

Juncaginaceae: *Triglochin maritima* L., 3360; *T. palustris* L., 3340—3440.

Gramineae: *Achnatherum splendens* Nevski, 3330—3450; *Agrostis paulsenii* Hack., 3300—3500; *Alopecurus mucronatus* Hack. ex Pauls., 3750—4300; *Boissiera squarrosa* Nevski, 3500; *Calamagrostis anthoxanthoides* Rgl., 3560—4500; *C. compacta* Hack., 3660; *C. macrolepis* Litv., 3270—3310; *C. pamirica* Litv., 3750—4200; *C. pseudophragmites* Koel., 3250—3730; *C. schugnanica* Litv., 3500—3900; *C. tianschanica* Rupr., 3350—3900; *C. turkestanica* Hack., 3250—3660; *Catabrosa aquatica* Beauv., 3280; *Deschampsia pamirica* Roshev., 3250—3500; *Elymus nutans* Griseb., 3300—4000; *Elytrigia alaica* Nevski, 3500—3800; *Festuca alaica* Droh., 4100—4600; *F. brachyphylla* Schult., 4050; *F. kirilovii* Steud., 3250—4000; *Hordeum bogdanii* Wilensky, 3250; *H. brevisubulatum* Link, 3270—3650; *H. turkestanicum* Nevski, 3630—4000; *Leymus dasystachys* Pilger, 3250—4080; *Malacurus lanatus* Nevski, 3650—3900; *Melica canescens* E. Lavr., 3400; *M. jacquemontii* Decne., 3800; *Nevskiella gracillima* Krecz. et Bohr., 3350—4150; *Phragmites communis* Trin., 3300—3500; *Piptatherum laterale* Munro, 3250—4000; *P. platyanthum* Nevski, 3260—4100; *P. purpurascens* Roshev., 3450—4200; *P. sogdianum* Roshev., 3250—3900; *Poa dshungarica* Roshev., 4200; *P. glauciculmis* Ovcz., 4080; *P. litwinowiana* Ovcz., 3440—4800; *P. pamirica* Roshev., 3380—3800; *P. pratensis* L., 3720; *P. tibetica* Munro, 3300; *P. zaprjagajevii* Ovcz., 4000; *Puccinellia hackeliana* Krecz., 3250—3300; *P. humilis* Litv. ex Krecz., 4200; *P. pamirica* Krecz., 3350—3660; *P. pauciramea* Krecz., 3530—3800; *Roegneria schugnanica* Nevski, 3560—4500; *Schismus arabicus* Nees, 3350; *Stipa glareosa* P. Smirn., 3600—4000; *S. orientalis* Trin., 3240—3750; *S. trichoides* P. Smirn., 4070; *S. turkestanica* Hack., 3250—4080; *Trisetum spicatum* Richt., 3800—4800; *Zerna pamirica* Nevski, 4200—4300; *Z. paulsenii* Nevski, 3600—4200.

Cyperaceae: *Blysmus compressus* Panz., 3260—3360; *B. rufus* Link, 3300; *Carex alexeenkoana* Litv., 3590—4500; *C. griffithii* Boott., 3800; *C. melanantha* C. A. M., 4000—4430; *C. microglochin* Wahl., 3350—3800; *C. oliverii* W. Beck., 4350; *C. orbicularis* Boott, 3260—4200; *C. oxyleuca* Krecz., 3530—3700; *C. pamirensis* Clarke, 3350; *C. pseudofoetida* Kük., 3300—4100; *C. songorica* Kar. et Kir., 3320—3340; *C. stenocarpa* Turcz., 4430; *C. stenophylloides* Krecz., 4070; *Heleocharis meridionalis* Zinserl., 3300; *H. uniglumis* Schult., 3300; *Cobresia capillifolia* Clarke, 3280—4080; *C. pamiroalaica* Ivan.,

3300—4200; *C. stenocarpa* Steud., 3250—3660; *Trichophorum pumilum* Schinz et Thell., 3275—3640.

Juncaceae: *Juncus triglumis* L., 3300—3800.

Liliaceae: *Allium fedtschenkoanum* Rgl., 3800—4000; *A. polyphyllum* Kar. et Kir., 3300—4100; *A. schoenoprasoides* Rgl., 3850; *Gagea capillifolia* Vved., 3530; *G. exilis* Vved., 3870—4500; *G. jaeschkei* Pasch., 4000; *G. vvedenskyi* Grossh., 4200; *Lloydia serotina* Reichb., 4025—4500.

Orchidaceae: *Epipactis latifolia* All., 3280—3300; *Orchis umbrosa* Kar. et Kir., 3350—3520.

Salicaceae: *Populus pamirica* Kom., 3260—3860; *Salix pseudolivida* Goerz, 3720; *S. pycnostachya* Anderss., 3250—3660; *S. schugnanica* Goerz, 3320—3800; *S. turanica* Nas., 3600—3770.

Betulaceae: *Betula korshinskyi* Litv., 3260; *B. ovczinnikovii* V. Vassil., 3300; *B. jarmolenkoana* Golosk., 3320—3720; *B. paradoxa* V. Vassil., 3520; *B. pseudoalajica* V. Vassil., 3270—3630; *B. schugnanica* Litv., 3230—3600; *B. stenolepis* V. Vassil., 3300.

Polygonaceae: *Oxyria digyna* Hill, 3900; *Polygonum mezianum* H. Gross., 3500—4200; *P. molliiforme* Boiss., 3700—4500; *P. pamiricum* Korsh., 3320; *P. polycnemoides* Jauh. et Spach, 3400—4250; *P. viviparum* L., 3320—3650; *Rheum fedtschenkoi* Maxim. ex Rgl., 3700; *Rh. lucidum* A. Los., 3550—3900; *Rh. reticulatum* A. Los., 3370—4050; *Rumex pamiricus* Rech. f., 3440; *R. rechingerianus* A. Los., 3400.

Chenopodiaceae: *Atriplex pamirica* Iljin, 3240—4050; *A. schugnanica* Iljin, 3260—3350; *Chenopodium album* L., 3230—3250; *Ch. badachschanicum* Tzvel., 3300; *Ch. botrys* L., 3450; *Ch. foliosum* Aschers., 3500—4100; *Ch. glaucum* L., 3240—3250; *Ch. vulvaria* L., 3660; *Corispermum tibeticum* Iljin, 3300; *Eurotia ceratoides* C. A. M., 3250—3900; *Halogeton glomeratus* C. A. M., 3300—3320; *H. tibeticus* Bunge, 3260—3320; *Kochia prostrata* Schrad, 3350; *Salsola montana* Litv., 3260—3700; *S. paulsenii* Litv., 3310—3350.

Caryophyllaceae: *Arenaria griffithii* Boiss, 3400—4200; *Cerastium cerastoides* Britt., 4100—4800; *C. pusillum* Ser., 4000—4800; *Gypsophila capituliflora* Repr., 3900; *G. cephalotes* Will., 3660—4200; *G. filipes* Schischk., 3240—4100; *G. herniarioides* Boiss., 3300—4200; *Melandrium apetalum* Fenzl, 4000—4800; *Silene guntensis* B. Fedtsch., 3300—4000; *S. pamirensis* Preobr., 3300—4100; *Stellaria alexeenkoana* Schischk., 4000; *S. fontana* M. Pop., 3440—3870; *S. soongorica* Roshev., 4000; *S. turkestanica* Schischk., 3600—4200.

Ranunculaceae: *Aconitum rotundifolium* Kar. et Kir., 4220—4400; *Batrachium divaricatum* Schur., 4070; *Clematis songarica* Bge., 3500; *C. tangutica* Korsch., 3300—3350; *Delphinium brunonianum* Royle, 4060—4600; *Halerpestes salsuginosa* Green, 3350—3900; *Isopyrum anemonoides* Kar. et Kir., 3530—4000; *Paraquilegia grandifloa* Drum. et Hutch., 3510; *Ranunculus longicaulis* C. A. M., 3320; *R. natans* C. A. M., 4070; *R. pseudohirculus* Schrenk, 3220—4140; *R. rubrocalyx* Rgl., 4180; *R. rufosepalus* Franch., 4000—4500.

Papaveraceae: *Papaver croceum* Ledeb., 4600; *P. involucratum* M. Pop., 4000.

Fumariaceae: *Corydalis fimbrillifera* Korsh., 3260—3450; *Cystocorydalis fedtschenkoana* Rgl., 3280—4500.

Cruciferae: *Arabidopsis mollissima* N. Busch, 3870—3900; *Arabis kokanica* Rgl. et Schmalh., 3550—4000; *A. tibetica* Hook. f. et Thoms., 4000; *Athelanthera perpusilla* Hook. f. et Thoms., 4070—4100; *Braya rosea* Bunge, 3350—3660; *Chorispora elegans* Camb., 4000—4700; *Christolea crassifolia* Camb., 3650—3830; *Ch. pamirica* Korsh., 3350—3650; *Desideria mirabilis* Pamp., 4000; *Didymophysa fedtschenkoana* Rgl., 4000—4800; *Dilophia salsa* Thoms., 3530—3660; *Draba altaica* Bunge, 4000—4500; *D. korshinskyi* Pohle, 4000—4800; *D. stenocarpa* Hook. f. et Thoms., 4000—4250; *D. tibetica* Hook. f. et Thoms., 3900—4300; *Ermania linearis* Botsch., 4500; *Erysimum sisymbrioides* C. A. M., 3350—4000; *Lepidium apetalum* Willd., 3350; *L. latifolium* L., 3250—3450; *Mattiola integrifolia* Kom., 3250—3500; *Microsisymbrium minutiflorum* O. Schulz, 3350—4150; *Parrya pamirica* Botsch. et Vved., 3550—4500; *P. schugnana* Lipsch., 3300—4000; *Sisymbriopsis schugnana* Botsch. et Tzvel., 3270—4500; *Sisymbrium brassiceforme* C. A. M., 3240—3770; *Smelovskia calycina* C. A. M., 3800—4800; *Sophiopsis annua* O. Schulz, 4100—4500; *Torularia humilis* O. Schulz, 3320—4700; *T. korolkovii* O. Schulz, 3660—3800.

Crassulaceae: *Pseudosedum condensatum* Boriss., 3300—3600; *Rhodiola coccinea* Boriss., 3400; *Rh. gelida* Schrenk, 4700; *Rh. heterodonta* Boriss., 3750—4650; *Rh. recticaulis* Boriss., 3450—4500; *Rosularia tadzhikistana* Boriss., 3650—4050.

Saxifragaceae: *Saxifraga cernua* L., 4400; *S. hirculus* L., 4070—4750; *S. stenophylla* Royle, 4500—4800.

Grossulariaceae: *Ribes villosum* Wall., 3250—4250.

Rosaceae: *Comarum salesovianum* Asch. et Graebn., 3320—4500; *Dasiphora dryadanthoides* Juz., 3420—4500; *Potentilla anserina* L., 3320; *P. desertorum* Bge. 3450—3750; *P. malacotricha* Juz., 4200; *P. moorcroftii* Wall., 3450—3660; *P. multifida* L., 3400—4080; *P. multifidiformis* Ikonn., 3700—4050; *P. pamirica* Th. Wolf, 4000—4800; *P. pamiroalaica* Juz., 3660—4350; *Rosa huntica* Chrshan., 3230—3500; *R. webbiana* Wall., 3250—3530; *Sibbaldia tetrandra* Bge., 4200.

Papilionaceae: *Astragalus alitschuri* B. Fedtsch., 4050; *A. beketowii* B. Fedtsch., 3800; *A. breviscapus* B. Fedtsch., 4000; *A. charguschanus* Freyn, 4100—4700; *A. heterodontus* Boriss., 3660; *A. lasiosemius* Boiss., 3300—4100; *A. macropterus* DC., 3330—3400; *A. melanostachys* Benth., 4600; *A. orthanthoides* Boriss., 4100—4250; *A. roschanicus* B. Fedtsch., 3440; *A. tibetanus* Benth., 3260—3650; *Cicer fedtschenkoi* Lincz., 3400—4100; *C. macracanthum* M. Pop., 3260—4000; *Hedysarum cephalotes* Franch., 3550—4250; *Onobrychis seravschanica* B. Fedtsch., 3450; *Oxytropis chiliophylla* Royle, 3650—3900;

O. gorbunovii Boriss., 3300—3630; *O. guntensis* B. Fedtsch., 3400; *O. hirsutiuscula* Freyn, 3230—3660; *O. immersa* Bunge, 4000—4200; *O. melanotricha* Bunge, 4000; *O. pagobia* Bunge, 4000; *O. platonychia* Bunge, 3500—4400; *O. tianschanica* Bunge, 3660; *O. trichosphaera* Freyn, 3400—4100; *Trigonella adscendens* Afan. et Gontsch., 3300; *T. pamirica* Boriss., 3340—4000.

Geraniaceae: *Erodium tibetanum* Edgew., 3320; *Geranium collinum* Steph., 3320—3600; *G. meeboldii* Briq., 3900—4100.

Zygophyllaceae: *Nitraria schoberi* L., 3250; *Peganum harmala* L., 3320.

Euphorbiaceae: *Euphorbia monocyathium* Prokh., 4200; *E. pamirica* Prokh., 3260—3310.

Tamaricaceae: *Myricaria elegans* Royle, 3400; *M. squamosa* Desv., 3240—3880.

Elaegnaceae: *Hippophaë rhamnoides* L., 3260—3640.

Onagraceae: *Chamaenerion angustifolium* Scop., 3320—3500; *Ch. latifolium* Th. Fr. et Lange, 3430—3950; *Epilobium tianschanicum* Pavl., 3350—3500.

Hippuridaceae: *Hippuris vulgaris* L., 3320.

Umbelliferae: *Aulacospermum simplex* Rupr., 3870—4500; *Carum carvi* L., 3400; *Conioselinum schugnanicum* B. Fedtsch., 3280—3430; *Ferula grigorjevii* B. Fedtsch., 3300—3700; *Heracleum olgae* Rgl. et Schmalh., 3250—3880; *Semenovia pimpinelloides* Manden., 3300—4500.

Pyrolaceae: *Pyrola tianschanica* Poljak., 3520.

Primulaceae: *Androsace akbaitalensis* Derg., 4100; *A. pavlovskyi* Ovcz., 4000—4500; *Glaux maritima* L., 3240—3350; *Primula algida* Ad., 4500; *P. iljinskii* Fed., 3300—3600; *P. moorcroftiana* Wall., 3700—4700; *P. pamirica* Fed., 3275—3650; *P. turkestanica* White.

Plumbaginaceae: *Acantholimon alexeenkoanum* Czerniak., 3350—3530; *A. diapensioides* Boiss., 4050—4250; *A. hilariae* Ikonn., 4100; *A. pamiricum* Czerniak., 3500—4300; *A. parviflorum* Rgl., 3400—3700.

Gentianaceae: *Gentiana falcata* Turcz., 4220—4400; *G. karelinii* Griseb., 3440; *G. leucomelaena* Maxim., 3250—3320; *G. turkestanorum* Gand., 3440; *G. vvedenskyi* Grossh., 3250—4000; *Lomatogonium carinthiacum* A. Br., 3350; *Pleurogyne brachyanthera* Clarke, 3660; *Swertia marginata* Schrenk, 3630—4430; *S. schugnanica* Pissjauk., 3250—3350.

Apocynaceae: *Trachomitum scabrum* Pobed., 3300.

Cuscutaceae: *Cuscuta indica* Petr., 3340.

Boraginaceae: *Arnebia tibetana* Kurz., 3250—3650; *Eritrichium pamiricum* B. Fedtsch., 3530—3650; *E. sub-jacquemontii* M. Pop., 3650; *Lappula badachschanica* M. Pop., 3320; *L. consanguinea* Gürke, 3600—3800; *L. stricta* var. *pamirica* M. Pop., 3350; *L. tadshikorum* M. Pop., 3500—4050; *Lindelofia pterocarpa* M. Pop., 3900; *L. stylosa* Brand., 3280—4000; *Macrotomia euchroma* Pauls., 3350—4000; *Paracaryum bungei* Brand., 3270; *P. himalayense* Clarke, 3365—3500; *Rochelia bungei* Trautv., 3700.

Labiatae: *Dracocephalum heterophyllum* Benth., 3300—3660; *D. paulsenii* Briq., 4500—4800; *D. stamineum* Kar. et Kir., 3230—4050; *Lagochilus schugnanicus* Knorr., 3270—4100; *L. seravschanicus* Knorr., 3600—3700; *Mentha asiatica* Boriss., 3300—3550; *Nepeta bracteata* Benth., 3245; *N. daenensis* Boiss., 3290—3550; *N. longibracteata* Benth., 3500—4700; *N. pamirensis* Franch., 3650—4800; *N. podostachys* Benth., 3750—3800; *N. spatulifera* Benth., 3800—4100; *Scutellaria pamirica* Juz., 3400—3680; *Ziziphora pamiroalaica* Juz., 3300—3920.

Scrophulariaceae: *Euphrasia fedtschenkoana* Wettst., 3250—3360; *Linaria sessilis* Kupr., 3560—3700; *L. transiliensis* Kupr., 3600—3800; *Pedicularis cheilanthifolia* Schrenk, 4000; *P. ludwigii* Rgl., 3340—3660; *P. rhinanthoides* Schrenk, 3250—4200; *P. schugnana* B. Fedtsch., 3230—3500; *P. uliginosa* Bunge, 3300—3650; *Scrophularia incisa* Weinm., 3250—4400; *Veronica biloba* L., 3800—4200; *V. michauxii* Lam., 3260—3500; *V. rubrifolia* Boriss.

Orobanchaceae: *Orobanche cernua* Loefl., 3250—3400.

Plantaginaceae: *Plantago arachnoidea* Schrenk, 4100; *P. gentianoides* Sibth. et Smith, 3270—4200.

Rubiaceae: *Galium spurium* L. var. *vaillantii* Green. et Godr., 3500—3700; *G. vassilczenkoi* Pobed., 3300—3550; *Rubia chitralensis* Ehrend., 3320; *R. tibetica* Hook. f., 3230—3900.

Caprifoliaceae: *Lonicera olgae* Rgl. et Schmalh., 3250—3900; *L. pamirica* Pojark., 3250—3900; *L. stenantha* Pojark., 3280—3350.

Valerianaceae: *Valeriana fedtschenkoi* Coincy, 4000—4300.

Campanulaceae: *Campanula incanescens* Boiss., 3400.

Compositae: *Ajania gracilis* Poljak., 3600; *A. tibetica* Tzvel., 3350—4400; *Anaphalis virgata* Thoms., 3310—3330; *Artemisia dracunculus* L., 3280—3860; *A. ferganensis* Krasch., 3260—3280; *A. korshinskyi* Krasch., 3300—4000; *A. macrocephala* Jacq. ex Bess., 3250—4500; *A. persica* Boiss., 3600—4100; *A. rutifolia* Steph., 3250—4300; *A. santolinifolia* Turcz., 3350—4150; *A. vachanica* Krasch. ex Pol., 3275; *A. rupestris* L., 4000—44[illegible]; *Cephalorrhynchus polycladus* Kirp., 3500—3750; *Chondrilla phaeocephala* Rupr., 3250—3750; *Cirsium ochrolepideum* Juz., 3300—3450; *Crepis flexuosa* Clarke, 3240—43[illegible]; *C. lactea* Lipsch., 3350; *C. oreades* Schrenk, 3900; *Echinops nanus* Bge., 3250; *Erigeron acer* L., 3400; *E. brachyspermus* Botsch., 4500; *E. heterochaeta* Botsch., 3800—48[illegible]; *E. petroiketes* Rech. f., 4500; *E. poncinsii* Botsch., 3300—3900; *E. pseudoeriocephalus* M. Pop., 3250—3750; *Lactuca tatarica* C. A. M., 3250—3550; *Leontopodium ochroleucum* Beauv., 4000—4700; *Ligularia alpigena* Pojark., 4080; *Olgaea eriocephala* Iljin, 33[illegible]—3350; *Pyrethrum pyrethroides* B. Fedtsch. ex Krasch., 3300—4250; *Saussurea gnaphalodes*

Sch. Bip. ex Klatt, 4600—4750; *Scariola orientalis* Soják, 3250—3600; *Scorzonera pusilla* Pall., 3730; *Senecio krascheninnikovii* Schischk., 3350—3530; *Serratula procumbens* Rgl., 3600—4100; *Spathipappus griffithii* Tzvel., 3300—3850; *Taraxacum badachschanicum* Schischk., 3400; *T. ikonnikovii* Schischk., 3350; *T. leucanthum* Ledeb., 3900; *T. stanjukoviczii* Schischk., 4150; *T. strobilocephalum* S. Koval., 3660; *Tragopogon badachschanicus* Boriss., 3900; *T. turkestanicus* S. Nik., 3270; *Waldcheimia tridactylites* Kar. et Kir., 4000—4800; *Xylanthemum pamiricum* Tzvel., 3400—4300.

Состав флоры Сарезского района сведен в табл. 1.

Довольно значительная теперь степень изученности Сарезского района позволяет сравнить его флору с флорой различных районов Памира. Нам пришлось сначала решить вопрос о пригодности этих районов для сравнения. По мнению А. И. Толмачева (1941), для получения надежных цифровых данных о составе флор, пригодных для целей сравнительного изучения: 1) необходимо избрать флоры, занимающие территории, приблизительно одинаковые (равноценные) по площади; 2) эти территории должны быть по возможности невелики, 3) флоры эти должны быть изучены с одинаковой, притом весьма значительной полнотой. Из районов, приведенных на карте (рис. 1), мы сочли непригодными для сравнения три района: Шад-Путский, Белянд-Киикский, как наиболее мелкие и слабоизученные, и Зор-Кульский, значительная часть которого находится в Афганистане. К тому же количество известных видов во флоре этих районов невелико (соответственно 143, 218 и 192), а большая разница в количестве видов сравниваемых районов (сравните с цифрами в табл. 2) при использовании ниже приведенной формулы, как нам кажется, даст несколько искаженную картину степени их взаимосвязи.

ТАБЛИЦА 1

Состав флоры Сарезского района

Семейства	Число родов	Число видов	Семейства	Число родов	Число видов
Polypodiaceae	1	1	*Geraniaceae*	2	3
Ephedraceae	1	4	*Zygophyllaceae*	2	2
Cupressaceae	1	1	*Euphorbiaceae*	1	2
Potamogetonaceae	1	2	*Tamaricaceae*	1	2
Juncaginaceae	1	2	*Elaeagnaceae*	1	1
Gramineae	24	52	*Onagraceae*	2	3
Cyperaceae	5	20	*Hippuridaceae*	1	1
Juncaceae	1	1	*Umbelliferae*	6	6
Liliaceae	3	8	*Pyrolaceae*	1	1
Orchidaceae	2	2	*Primulaceae*	3	8
Salicaceae	2	5	*Plumbaginaceae*	1	5
Betulaceae	1	7	*Gentianaceae*	4	9
Polygonaceae	4	11	*Apocynaceae*	1	1
Chenopodiaceae	7	15	*Cuscutaceae*	1	1
Caryophyllaceae	6	14	*Boraginaceae*	7	13
Ranunculaceae	8	13	*Labiatae*	6	14
Papaveraceae	1	2	*Scrophulariaceae*	5	12
Fumariaceae	2	2	*Orobanchaceae*	1	1
Cruciferae	21	29	*Plantaginaceae*	1	2
Crassulaceae	3	6	*Rubiaceae*	2	4
Saxifragaceae	1	3	*Caprifoliaceae*	1	2
Grossulariaceae	1	1	*Valerianaceae*	1	1
Rosaceae	5	13	*Campanulaceae*	1	1
Papilionaceae	6	27	*Compositae*	24	45

Флора районов, принятых для сравнения, не изучена еще с «весьма значительной полнотой». Тем не менее, считая эти районы среднеизученными примерно в одинаковой степени (особенно в отношении состава семейств и родов), мы находим их вполне пригодными для наших целей. Различие в площади районов не очень велико и не исключает возможности

сравнения, тем более, что крупнейшие районы (Центральный и Кара-Кульский) имеют в большей своей части сравнительно малопересеченный рельеф.

Ниже приводится количество семейств, родов и видов, найденных в сравниваемых районах. Материалом для таблиц (кроме данных по Сарезскому району) послужили прежде всего сведения о местонахождениях различных видов в «Определителе» Иконникова; нами внесены некоторые дополнения и исправления на основании гербарных образцов поздних сборов, новых ботанических публикаций, а также в связи с вышеуказанным изменением западной границы Мургабского района.

ТАБЛИЦА 2

Таксономический состав флоры сравниваемых районов

Таксоны	Районы						
	Сарезский	Булун-Кульский	Центральный	Юго-Восточный	Мургабский	Аличурский	Кара-Кульский
	количество						
Семейства	48	46	40	45	48	35	36
Роды	184	176	157	172	159	132	121
Виды	384	372	364	353	306	288	247

Следует иметь в виду, что в табл. 2 и 3 исключены облигатные сорняки, найденные в том или ином районе только на полях.

При отнесении количества видов и родов к размеру площади соответствующего района (см. рис. 1) хорошо заметно возрастание богатства флоры к западу; исключение представляет только сравнительно влажный и теплый Юго-Восточный район с богатой флорой. Наиболее бедная флора в Кара-Кульском районе, что объясняется его сравнительно выравненным

ТАБЛИЦА 3

Коэффициент дискриминации флор сравниваемых районов

Районы	Коэффициенты ρ		
	по семействам	по родам	по видам
Сарезский—Мургабский	—0.55	—0.20	0.03
Сарезский—Центральный	—0.36	—0.09	0.25
Сарезский—Юго-Восточный	—0.44	—0.10	0.19
Сарезский—Булун-Кульский	—0.61	—0.36	0.05
Сарезский—Аличурский	—0.42	—0.13	0.13
Сарезский—Кара-Кульский	—0.23	—0.02	0.31
Мургабский—Центральный	—0.59	—0.34	—0.08
Мургабский—Юго-Восточный	—0.35	—0.32	—0.03
Мургабский—Булун-Кульский	—0.55	—0.29	0.13
Мургабский—Аличурский	—0.46	—0.34	—0.02
Мургабский—Кара-Кульский	—0.43	—0.21	0.01
Центральный—Юго-Восточный	—0.70	—0.39	—0.09
Центральный—Булун-Кульский	—0.37	—0.11	0.20
Центральный—Аличурский	—0.57	—0.30	0.02
Центральный—Кара-Кульский	—0.49	—0.28	—0.07
Юго-Восточный—Булун-Кульский	—0.50	—0.30	0.13
Юго-Восточный—Аличурский	—0.55	—0.32	0.03
Юго-Восточный—Кара-Кульский	—0.37	—0.20	0.09
Булун-Кульский—Аличурский	—0.37	—0.28	—0.03
Булун-Кульский—Кара-Кульский	—0.21	—0.05	0.25
Аличурский—Кара-Кульский	—0.46	—0.14	0.10

рельефом, чрезмерной сухостью, бессточностью большей части его территории и интенсивным выпасом скота — это центральноазиатский район Памира.

Для установления степени взаимосвязи между сравниваемыми районами применена формула Стугрена и Радулеску (Stugren şi Rădulescu, 1961 г.). Эту формулу рекомендует Г. Н. Зайцев (1964) для исследования флористических связей разных районов

$$\rho = \frac{x + y - z}{x + y + z} .$$

Здесь ρ — коэффициент флористической дискриминации, x — число видов (родов или семейств), найденных в районе A, но отсутствующих в районе B; y — число видов (родов или семейств), найденных в районе B, но отсутствующих в A; z — число видов (родов или семейств), найденных и в районе A и в районе B. Коэффициент в этой формуле может изменяться от +1 (при полном отсутствии общих видов, родов или семейств во флоре двух районов), до —1 (при 100% их совпадении). Чем ближе ρ к —1, тем больше сходство флор сравниваемых районов.

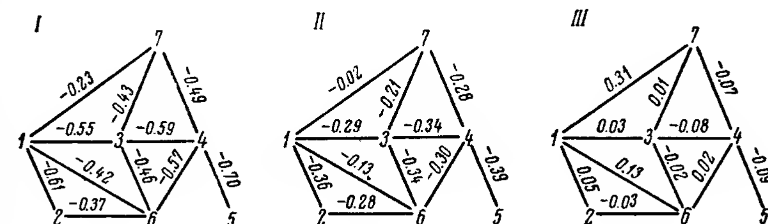


Рис. 2. Схемы флористических связей смежных сравниваемых районов.

I — по семействам, *II* — по родам, *III* — по видам. *Цифрами 1—7* обозначены районы: *1* — Сарезский, *2* — Булун-Кульский, *3* — Мургабский, *4* — Центральный, *5* — Юго-Восточный, *6* — Аличурский, *7* — Кара-Кульский; *цифрами* на линиях показан коэффициент ρ.

В табл. 3 дана величина коэффициентов дискриминации флор сравниваемых районов ГБАО по семействам, родам и видам.

Как видно из табл. 3, сходство смежных районов по составу семейств больше, чем по составу родов, а по родам больше, чем по видам. Семейственные связи являются более древними, а видовые — самыми молодыми.

Ниже приводятся схемы флористических связей между смежными районами с указанием коэффициента ρ (рис. 2).

При сравнении схем флористических связей между соседними районами можно наблюдать относительное усиление или ослабление связей от семейственных к видовым. Например, Сарезский район имеет наибольшую семейственную и родовую связь с Булун-Кульским районом, а наибольшую видовую — с Мургабским. Это можно объяснить природно-историческими факторами, приводившими к усилению или ослаблению изоляции и обмена между соответствующими смежными районами (неравномерное поднятие разных хребтов, образование Сарезского озера и др.). В прошлом связь между Сарезским и Булун-Кульским районами, вероятно, была гораздо больше, а связь между Кара-Кульским и Центральным районами усилилась сравнительно недавно. В возрастании видовых флористических связей между Кара-Кульским, Центральным, Юго-Восточным, Мургабским, Аличурским и Булун-Кульским районами несомненно сыграли роль проходившие здесь древние караванные пути, а в последние годы — Памирский тракт.

Учитывая в значительной мере антропогенный характер новейшего усиления видовых связей, а также меньшую надежность данных об изученности видового состава флоры районов, равно как и бо́льшую неопре-

деленность в понимании объема разных видов (особенно апомиктических и молодых), мы считаем, что флористическое сравнение районов ГБАО целесообразнее проводить на основе родовых связей.

На следующей схеме приведены наиболее тесные родовые связи между районами ($\rho < -0.30$) (рис. 3).

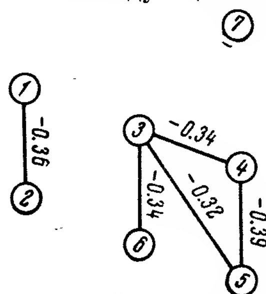


Рис. 3. Схема наиболее тесных флористических родовых связей между районами ($\rho < -0.30$).

Цифрами в кружках обозначены сравниваемые районы (те же, что на рис. 2); *цифрами на линиях* показан коэффициент ρ.

На схеме обозначились две группы районов, наиболее близких по составу родов растений. Сходная картина возникает и при проведении наиболее тесных семейственных связей ($\rho < -0.55$).

Флора Кара-Кульского района обладает заметной самобытностью. Юго-Восточный, Центральный, Мургабский, Аличурский и Шад-Путский районы можно сгруппировать в один флористический округ, а Сарезский и Булун-Кульский отнести к другому округу, объем и границы которого в настоящее время установить невозможно из-за недостаточной изученности флоры территории, примыкающей с запада.

Несомненно, как Сарезский, так и Булун-Кульский районы являются частью зоны, переходной между Памиром и Бадахшаном. К переходной полосе относится, по-видимому, и район Танымаса, на что уже указывал Станюкович (1948).

При движении с востока на запад по Мургабскому и Сарезскому районам флора становится богаче преимущественно за счет переднеазиатских и среднеазиатских элементов, проникающих на восток по долинам.

ЛИТЕРАТУРА

Агаханянц О. Е. (1959). К познанию растительности окрестностей Сарезского озера. Изв. Отд. с.-х. и биолог. наук АН ТаджССР, 1. — Гончаров Н. Ф. (1937). Районы флоры Таджикистана и их растительность. Флора Таджикистана, V. — Грубов В. И. (1959). Опыт ботанико-географического районирования Центральной Азии. — Гусев Ю. Д. (1959). О верхнем пределе произрастания деревьев и кустарников в Горно-Бадахшанской автономной области. Бот. журн., 8. — Гусев Ю. Д. (1962). Травяной покров в тугаях центральной части Горно-Бадахшанской автономной области. Бот. журн., 3. — Гусев Ю. Д. и С. С. Иконников. (1959). Ботаническое обследование района Сарезского озера (восточный Бадахшан). Бот. журн., 3. — Гусев Ю. Д. и Л. Ф. Сидоров. (1960). К экологии *Populus pamirica* Kom. на верхнем пределе его произрастания. Бот. журн., 3. — Зайцев Г. Н. (1964). Опыт применения формулы Экмана в региональной ботанической географии. Применение матем. методов в биологии, III. — Иконников С. С. (1962). О ботаническом районировании Памира. Изв. Отд. биолог. наук АН ТаджССР, 1, 8. — Иконников С. С. (1963). Определитель растений Памира. — Иконников С. С. и Г. М. Ладыгина. (1963). Флористический очерк долины р. Каинды (бассейн р. Мук-Су). Тр. Памирск. биолог. станц., 1. — Луканенкова В. К. и Л. Ф. Сидоров. (1961). Закономерности в размещении верхних пределов произрастания кустарников в горах СССР на контакте Передней и Центральной Азии. Бот. журн., 9. — Сидоров Л. Ф. (1964). О границе между Передней и Центральной Азией. Изв. ВГО, 6. — Станюкович К. В. (1948). Ботанико-географическое районирование Восточного Памира. Сообщ. Тадж. ФАН СССР, 5. — Станюкович К. В. (1960). К вопросу о районировании высокогорий Таджикистана. Докл. АН ТаджССР, III, 4. — Станюкович К. В. (1963). Итоги геоботанических и флористических работ Памирской биологической станции. Тр. Памирск. биолог. станц., 1. — Толмачев А. И. (1941). О количественной характеристике флор и флористических областей. Тр. Северн. базы АН СССР, 8. — Флора СССР. (1934—1964). I—XXIX. — Флора Таджикской ССР. (1957—1963). I (1957); II (1963). — Цвелев Н. Н. (1960). О некоторых новых и малоизвестных видах Памира. Бот. матер. Герб. БИНа, XX.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

THE FLORA OF THE SAREZSKIY DISTRICT OF THE BADAKHSHAN REGION AND ITS AFFINITIES WITH THE FLORA OF THE PAMIRS

By Y. D. Gusev

SUMMARY

The phytogeographical (and floristic) boundary between the Pamirs and the Badakhshan, identified by some authors with the boundary between the Antasia and the Central Asia, should be drawn at some distance to the east of the fusion of the Pamirs with the Murgab river basin (above the natural microregion Chottu-Koy). It is here that the boundary between the Sarezskiy District of the Badakhshan Region and the Murgabskiy District of the Pamirs passes.

The vegetation of the Sarezskiy floristic region belongs to the Badakhshan type (according to K. V. Staniukovich). The comparison of the flora of the Sarezskiy floristic region with the floras of the adjoining regions of the Pamirs has shown that both the Sarezskiy and the Bulun-Kulskiy floristic regions are a part of the intermediate zone, transitional from the Pamirs to the Badakhshan floristic region, and in the past there was probably a closer affinity between the Pamirs and the Badakhshan floras while the affinity between the floras of the Kara-Kulskiy and the Central floristic regions of the Pamirs became closer relatively recently. The recent intensification of the bonds between the floristic regions is largely of anthropogenic nature.

The comparison between the floristic regions of the Gorno-Badakhshan Autonomous Region should be made on the basis of the generic rather than specific affinities.

УДК 581.821 : 581.45 : 582.678.1 : 561

Н. Н. Имханицкая

К СТРОЕНИЮ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТА СОВРЕМЕННЫХ И ИСКОПАЕМЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *SASSAFRAS (LAURACEAE)*

С 3 таблицами

(Получено 26 IV 1965)

Род *Sassafras* Boehmer представлен 3 видами — *S. albidum* (Nutt.) Nees (приатлантические штаты Северной Америки), *S. tzumu* (Hemsl.) Hemsl. (континентальный Китай) и *S. randaiense* (Hayata) Rehd. (Тайвань). Дизъюнктивный ареал рода *Sassafras* свидетельствует о его большой древности. В позднемеловое и третичное время род был широко распространен в северном полушарии и насчитывал большое число видов. Отпечатки листьев *Sassafras* встречаются в отложениях от нижнего мела до плейстоцена. Поэтому изучение этого рода имеет большое значение для познания истории флоры.

Представители рода *Sassafras* характеризуются необычайной изменчивостью листьев. На одном побеге можно встретить и цельные, и 2—(3)—6-лопастные листья, которые в свою очередь значительно варьируют. Вариабильность листьев *Sassafras* — причина многих ошибок и сомнений в определении ископаемых форм. В ряде случаев решить вопрос о родовой принадлежности отпечатков листьев лавровых лишь на основе изучения формы листа и характера жилкования не представляется возможным из-за широко распространенного в этом семействе явления конвергенции. В частности, необходимо отметить большое сходство листьев наших меловых видов *Sassafras* — *S. kolymensis* (Krysht.) Baik. и *S. polevoii* (Krysht.) Jarm. — с листьями листопадного японского вида *Lindera triloba* Blume. Между тем *Sassafras* и *Lindera* принадлежат к разным трибам лавровых и сближаются с разными родами (Kostermans, 1957). Вот почему столь важно тщательное и детальное изучение морфологических и анатомических особенностей листьев современных представителей рода *Sassafras*. Знание строения эпидермы листьев (кутикулярный анализ) современных видов облегчит до некоторой степени определение отпечатков листьев этого рода при наличии фитолейм, или мумифицированных остатков. Знание эпидермы листьев *Lindera triloba* Blume не менее важно для разгадки истинной природы меловых отпечатков листьев, которые относят к роду *Sassafras*, поскольку «метод изучения эпидермы листьев. . . позволяет с большой точностью доказать или отвергнуть принадлежность остатка к определенному роду» (Криштофович, 1957 : 369). Кутикулярный анализ листьев *Sassafras* приобретает большое значение также в связи с решением ряда проблем систематики рода. В частности, весьма существенным является вопрос о том, относятся ли все 3 названных вида к роду *Sassafras* или следует согласиться с выделением тайваньского вида *S. randaiense* и континентального китайского вида *S. tzumu* в самостоятельные роды — *Yushunia* Kamikoti и *Pseudosassafras* Lecomte. Основанием для выделения этих родов явились некоторые различия в строении цветка указанных двух видов. Изучение эпидермы листьев сможет внести некоторую ясность в этот вопрос, тем более что строение эпидермы листа, как известно, является довольно постоянным родовым и иногда даже видовым признаком.

Нами было предпринято сравнительно-анатомическое исследование эпидермы листа современных представителей рода *Sassafras* и *Lindera triloba* Blume и рассмотрены имеющиеся в литературе сведения по строению эпидермы ископаемых листьев *Sassafras*.

Изучением эпидерм листьев современных лавровых занимались Петцольд (Petzold, 1907), Золередер (Solereder, 1908), Тешнер (Teschner, 1923), Бандульская (Bandulska, 1926), Сантос (Santos, 1930), Азизова (1933), Марлье-Спирле (Marlier-Spirlet, 1945), Меткаф и Чок (Metkalfe a. Chalk, 1950), Казаплигиль (Kasapligil, 1951), Штромберг (1956), Костерманс (Kostermans, 1957), Шакрыл (1960, 1963, 1965).

Отметим некоторые особенности строения эпидермы листьев лавровых. Для сем. *Lauraceae*, как известно, характерен парацитный (параллельноклетный, или рубиацеоидный) тип устьиц. Устьица расположены на нижней поверхности листа, часто погруженные. Шакрыл (1963) в пределах изученных ею родов и видов лавровых устанавливает 5 типов устьиц: энциклоцитный, аномоцитный, парацитный, парацитоидный и гетероцитный. Ею отмечено большое многообразие эпидермальных структур и широко распространенное явление конвергентного сходства между ними.

Род *Sassafras* в отношении анатомии листа очень интересен. Заслуживают внимания особенности строения эпидермы листьев, мезофилла, наличие секреторных клеток (слизистых и клеток с эфирными маслами), кольцо склеренхимы вокруг проводящего пучка и др. Сведения, имеющиеся в литературе, о строении эпидермы листа *Sassafras* немногочисленные и неполные. Они касаются лишь наиболее изученного в анатомическом отношении американского вида *S. albidum* (Petzold, 1907; Solereder, 1908; Metcalfe a. Chalk, 1950). Наибольший интерес в этом отношении представляет работа Петцольда (1907) по систематико-анатомическому изучению листьев американских лавровых; в ней приводятся данные по анатомическому строению листа и, в частности, эпидермы *S. albidum*. Следует назвать также работу Вейса (Weiss, 1906), где описывается эпидерма однолетнего побега *S. albidum*. Достаточно полного описания и изображения эпидермы листа *Sassafras albidum* в просмотренных работах нет. Что касается эпидерм листьев представителей рода *Lindera*, то описание строения некоторых из них имеется в работах Бандульской (Bandulska, 1926) и Шакрыл (1963).

М е т о д и к а. Нами были приготовлены препараты эпидермы листьев 3 современных видов *Sassafras* и *Lindera triloba*. Материалом для исследования послужили гербарные образцы *S. albidum*, полученные из г. Сухуми, *S. tzumu*, собранные А. Л. Тахтаджяном в 1958 г. в Ц. Китае (Luschan), которые он любезно передал нам для изучения, и *S. randaiense*, из Arnold Arboretum (Wilson, 10 800, Suzuku [1928 г.], Kanehira, 21 802). Лист для исследования эпидермы *Lindera triloba* был взят из гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Maximowicz, 1863 г.). Для получения препаратов эпидерм и кутикул листьев был использован метод мацерации кусочков листа в смеси Шульце (Крейзель, 1932; Kräusel, 1950; Свешникова, 1952, 1955) с последующей промывкой водой и обработкой аммиаком для отделения эпидерм. Кусочки эпидермы листа окрашивались фуксином и помещались в глицерин и глицерин-желатину. Для исследования брались участки эпидермы средней части листовой пластинки. Для всех видов были сделаны поперечные разрезы одних и тех же участков листьев. При этом сухие листья были предварительно размягчены в смеси равных объемов глицерина, спирта и воды. Нам представлялось также интересным исследование строения эпидермы у целого ряда листовых форм одного вида. С этой целью были приготовлены препараты эпидермы цельных, 2- и 3-лопастных листьев *S. albidum* и *S. tzumu*. Описания были сделаны по схеме С. Ф. Захаревича (1954) и Шакрыл (1963). Все измерения производились винтовым окуляр-микрометром в 5-кратной повторности. Количество устьиц в поле зрения микроскопа (МБИ-3, тубус 160, окуляр 10, объектив 60) подсчитывалось в 10-кратной повторности. Фотографии эпидерм были сделаны в Ленинградской фотокинолаборатории АН СССР. Ниже приводится описание эпидермы листа видов *Sassafras* и *Lindera triloba*.

Описание материала

1. *Sassafras albidum* (Nutt.) Ness

Табл. I, *2*, *6*; табл. II, *1*, *2*

Верхняя эпидерма (табл. I, *2*, *6*). Эпидермальные клетки трехлопастного листа мелко волнисто-извилистые, разнообразной формы, 48.4—(61.9)—70.9 μ по длинной оси и 27.3—(30.9)—42.4 μ по короткой оси. Клетки, расположенные над мелкими сосудистыми пучками, 1—3-рядные, четырехугольные, иногда почти квадратные или прямоугольные, мелковолнистые или почти прямостенные, 39.3—(48.7)—62.4 μ по длинной оси, 19.0—(24.2)—33.3 μ по короткой оси. Клетки, расположенные над крупными сосудистыми пучками, более удлиненные, менее широкие, 70.3—(80.3)—100.6 μ по длинной оси, 9.0—(13.7)—19.0 μ по короткой оси. В эпидерме имеются основания волосков, окруженные 4—6 клетками с сильно кутинизированными стенками; форма и очертание стенок клеток верхней эпидермы цельного листа сходны с таковыми у трехлопастного листа. Клетки 45.4—(60.9)—71.5 μ по длинной оси, 35.1—(39.8)—45.4 μ по короткой оси. Толщина наружных (тангентальных) стенок 2.6 μ, внутренних (тангентальных) 0.87 μ, боковых (радиальных) 1.1 μ.

Нижняя эпидерма (табл. II, *1*, *2*). Эпидермальные клетки выпуклые, неправильной формы, вытянутые или треугольно-округлые, или почти эллиптические с извилистыми или округло-извилистыми, или извилисто-волнистыми стенками, 24.3—(35.5)—45.4 μ по длинной оси, 15.8—(21.9)—29.7 μ по короткой оси. Устьица широкоэллиптические или почти округлые, 21.8—(24.2)—26.0×17.5—(19.9)—24.3 μ. Форму и размеры замыкающих клеток установить трудно из-за сильной их погруженности и нависания над ними клеток эпидермы, окружающих устьице. К устьицу примыкают 2 побочные клетки, расположенные параллельно устьичной щели. Однако, как правило, они не видны или видна лишь одна побочная клетка. Устьице ограничено 3—7-округло-извилистыми клетками, по форме и размеру не отличающимися от обычных клеток эпидермы. Они изгибаются аркообразно над побочными и замыкающими клетками, закрывая их частично или почти полностью. Сильное нависание клеток эпидермы характерно для *S. albidum*. В поле зрения микроскопа 9 устьиц. Клетки, расположенные над мелкими сосудистыми пучками, вытянутые, прямоугольно-округлые с извилисто-волнистыми стенками, 40.0—(59.0)—85.4 μ по длинной оси, 13.9—(18.5)—30.9 μ по короткой оси. Клетки, расположенные над крупными сосудистыми пучками, более удлиненные и узкие, 54.5—(76.4)—106.6 μ по длинной оси и 11.5—(13.0)—14.5 μ по короткой оси. В эпидерме имеются основания волосков, окруженные 5—9 клетками с сильно кутинизированными стенками. Клетки эпидермы цельного листа мельче, 23.6—(30.8)—38.7 μ по длинной оси, 15.1—(18.4)—20.0 μ по короткой оси, извилисто-волнистые, иногда более волнистые по сравнению с лопастным листом. Устьица мельче, и их количество в поле зрения микроскопа больше (10). Толщина стенок эпидермальных клеток различна: наружных 1.1 μ, внутренних 0.29 μ, боковых 0.58 μ.

2. *Sassafras tzumu* (Hemsl.) Hemsl.

Табл. I, *1*, *3*; табл. II, *4*; табл. III, *4*, *5*, *6*

Верхняя эпидерма (табл. I, *1*, *3*). Эпидермальные клетки весьма различной формы, многоугольные или реже эллиптические, от почти прямостенных, прямолинейно-округлых и слабо извилистых до значительно извилистых и извилисто-волнистых, 20.0—(23.9)—27.8 μ по длинной оси, 13.3—(17.8)—22.4 μ по короткой оси. Клетки, расположенные над мелкими сосудистыми пучками, по форме сходны с обычными клетками эпидермы, прямостенные или со слегка извилистыми стенками, 21.8—(27.9)—31.5 μ по длинной оси, 16.0—(19.5)—24.8 μ по короткой оси. Клетки, расположенные над крупными сосудистыми пучками, 29.7—(36.8)—47.8 μ по длинной оси, 8.2—(11.6)—13.9 μ по короткой оси. В эпидерме имеются поры секреторных клеток, расположенных в мезофилле, а также основания волосков, окруженные 4—6 клетками с сильно кутинизированными стенками. Толщина стенок эпидермальных клеток различна: наружных 4.3 μ, внутренних 1.1 μ, боковых до 4.9 μ (табл. III, *4*).

Нижняя эпидерма (табл. II, *4*; табл. III, *5*, *6*). Эпидермальные клетки выпуклые, разнообразной формы и величины, эллиптические или почти округлые, вытянутые, с извилистыми или округло-извилистыми стенками, 17.5—(20.7)—23.0 μ по длинной оси, 8.4—(13.6)—17.5 μ по короткой оси. Устьица широкоэллиптические или почти округлые, 16.9—(19.5)—21.8×17.5—(18.0)—18.2 μ с незначительно погруженными замыкающими клетками (табл. II, *3*). К устьицу прилегают 2 побочные клетки полулунной или реже округло-треугольной формы с длинной осью, параллельной длинной оси устьица. Однако большей частью видна лишь одна побочная клетка или они не видны совсем. Устьице окружено 2—6 примыкающими эпидермальными клетками обычного типа, часто нависающими над устьичным аппаратом и закрывающими часть устьица. Поэтому истинные размеры устьиц и их форму установить трудно. В поле зрения микроскопа 9 устьиц. Клетки, расположенные над мелкими сосудистыми пучками, выпуклые, с прямыми или слегка извилистыми стенками, 36.3—(39.4)—44.2 μ по длинной оси, 8.4—(10.3)—13.3 μ по короткой оси. Клетки, расположенные над крупными сосудистыми пучками, 29.7—(46.9)—72.1 μ по длинной оси, 6.6—(8.0)—9.0 μ по короткой оси. В эпидерме имеются основания волосков, окруженные 5—8 клетками с сильно кутинизированными стенками. Толщина наружных стенок эпидермальных клеток 1.7 μ, внутренних 0.29 μ, боковых 1.1 μ (табл. III, *4*). Размеры устьиц цельного листа *S. tzumu* 14.0—(16.8)—19.0×14.0—(14.9)—16.7 μ. Наблюдается обильное опушение (табл. II, *4*). В поле зрения микроскопа 15 оснований волосков. Волоски одиночные, прямые или слегка изогнутые, заостренные на верхушке, 50.9—(62.7)—78.7 μ длиной, рассеяны по всей поверхности листа.

3. *S. randaiense* (Hayata) Rehd.

Табл. I, *4*, *5*; табл. III, *1—3*

Верхняя эпидерма (табл. I, *4*, *5*). Эпидермальные клетки прямолинейные или прямолинейно-округлые, реже слегка извилистые, различной формы, большей частью, 4—6-угольные, 21.2—47.8 μ по длинной оси, 18.2—38.1 μ по короткой оси. Клетки, расположенные над мелкими сосудистыми пучками, 2—3-рядные, с прямыми стенками, по форме мало отличаются от обычных клеток, 13.3—(27.9)—39.3 μ по длинной оси, 9.7—(14.3)—19.0 μ по короткой оси. Клетки, расположенные над крупными сосудистыми пучками, отличаются от обычных эпидермальных клеток формой и размерами. В эпидерме имеются неправильной формы поры секреторных клеток, расположенных в мезофилле, а также основания волосков, окруженные 5—7 клетками с сильно кутинизированными стенками. Толщина наружных стенок эпидермальных клеток 4.1 μ, внутренних 1.1 μ, боковых 1.7 μ. Форма, очертание и размеры клеток варьируют на одном листе и у всех исследованных гербарных экземпляров *S. randaiense* (см. табл. в тексте). У пророостка (Wilson, 10 800) наблюдалось различие в очертании и размерах клеток верхней эпидермы листа по сравнению с эпидермой листа взрослого растения. Клетки большей частью с извилистыми стенками, но имеются также клетки с прямолинейными и прямолинейно-округлыми стенками, 47.2—(55.2)—66.6 μ по длинной оси, 32.7—(37.6)—43.0 μ по короткой оси.

Нижняя эпидерма (табл. III, *1—3*). Эпидермальные клетки выпуклые, округлые или треугольно-округлые, или эллиптические, или яйцевидные, гораздо реже 4—6-угольные, в очертании округлые или иногда прямолинейно-округлые, 20.6—(22.1)—24.8 μ по длинной оси, 13.9—(15.7)—20.0 μ по короткой оси. Устьица округлые или широко-эллиптические, вытянутые в ширину, 19.0—(22.8)—27.8 μ×19.3—(24.4)—30.7 μ Замыкающие клетки слегка погруженные (табл. III, *3*). К устьицу прилегают 2 побочные клетки, расположенные параллельно длинной оси устьица, однако чаще видна лишь одна из них. Устьице ограничено кольцом из 5—10 прилегающих эпидермальных клеток. Некоторые из них нависают над замыкающими клетками, иногда довольно сильно закрывая их и создавая нехарактерную для устьица форму. В поле зрения микроскопа 9 устьиц. Клетки, расположенные над мелкими сосудистыми пучками, по форме мало отличаются от обычных эпидермальных клеток, они эллиптические или почти округлые, с округлыми или прямолинейно-округлыми стенками, 26.0—(29.6)—33.9 μ по длинной оси, 12.7—(16.0)—19.3 μ по короткой оси. Клетки, расположенные над крупными сосудистыми пучками, с прямыми стенками, прямоугольные, треугольные, ромбовидные, 27.2—(35.9)—41.8 μ по длинной оси, 10.9—(13.4)—17.5 μ по короткой оси. Имеются основания волосков, окруженные 4—8 клетками, с сильно кутинизированными стенками. Толщина наружных стенок эпидермальных клеток 2.6 μ, внутренних 0.87 μ, боковых 1.1 μ.

4. *Lindera triloba* Blume

Табл. I, *7*; табл. II, *5*, *6*

Верхняя эпидерма (табл. I, *7*). Клетки с прямыми или слегка извилистыми, реже округленными стенками, 4—6-угольные, прямоугольные или квадратные, или округлые, чаще вытянуты в ширину, иногда изодиаметрические, 23.7—(33.3)—41.3 μ по длинной оси, 18.1—(23.3)—30.5 μ по короткой оси. Клетки, расположенные над мелкими сосудистыми пучками, 1—2-рядные, с прямыми стенками, большей частью, прямоугольные, 32.7—(51.9)—76.9 μ по длинной оси, 20.0—(26.1)—38.1 μ по короткой оси. Клетки, расположенные над крупными сосудистыми пучками, с прямыми стенками, разнообразной формы, 4—5-многоугольные, 25.5—(36.8)—48.9 μ по длинной оси, 10.5—(14.5)—16.7 μ по короткой оси. Толщина наружных (тангентальных) стенок 1.46 μ.

Нижняя эпидерма (табл. II, *5*, *6*). Клетки с прямыми или извилистыми стенками, 4—6-угольные, 44.2—(47.9)—53.9 μ по длинной оси, 29.0—(32.7)—37.6 μ по короткой оси. Устьица узкоэллиптические или широко-эллиптические до почти округлых, 19.4—(23.6)—26.7×16.9—(20.8)—24.3 μ с незначительно погруженными замыкающими клетками и узелковыми утолщениями на полюсах. К устьицу прилегают 2 узкие побочные клетки, расположенные параллельно длинной оси устьица. Иногда они не видны, в этом случае устьице окружено 4—5 эпидермальными клетками обычного типа. Клетки эпидермы не нависают на замыкающие клетки. В поле зрения микроскопа 4 устьица. Клетки, расположенные над мелкими сосудистыми пучками, 1—3-рядные, с прямыми или слегка волнистыми стенками, 4—5-угольные, 58 μ по длин-

Сравнительная таблица эпидермальных структур видов р. *Sassafras* и *Lindera triloba* Blume

Вид	Верхняя эпидерма				Нижняя эпидерма					
	размер клеток по длинной и короткой оси (в μ)	толщина стенок (в μ)			размер клеток по длинной и короткой оси (в μ)	размер устьиц (в μ)	количество устьиц в поле зрения	толщина стенок (в μ)		
		наружных	внутренних	боковых				наружных	внутренних	боковых
Sassafras albidum (3-лопастной лист)	48.4—70.9 × 27.3—42.4 61.9 × 30.9	—	—	—	24.3—45.4 × 15.8—29.7 35.5 × 21.9	21.8—26.0 × 17.5—24.3 24.2 × 19.9	9	—	—	—
S. albidum (цельный лист)	45.4—71.5 × 35.1—45.4 60.9 × 39.8	2.6	0.87	1.1	23.6—38.7 × 15.1—20.0 30.8 × 18.4	21.8—26.7 × 15.1—20.0 23.5 × 17.3	10	1.1	0.29	0.58
S. tzumu (3-лопастной лист)	20.0—27.8 × 13.3—22.4 23.9 × 17.8	4.3	1.1	2.0—4.9	17.5—23.0 × 8.4—17.5 20.7 × 13.6	16.9—21.8 × 17.5—18.2 19.5 × 18.0	9	1.7	0.29	1.1
S. tzumu (цельный лист)	—	—	—	—	—	14.0—19.0 × 14.0—16.7 16.8 × 14.9	9	—	—	—
S. randaiense (цельный лист) Wilson, 10800	21.2—36.3 × 18.2—24.3 27.2 × 22.8	4.1	1.1	1.7	20.6—24.8 × 13.9—20.0 22.1 × 15.7	19.0—27.8 × 19.3—30.7 22.8 × 24.4	9	2.6	0.87	1.1
S. randaiense (цельный лист) Suzuki (1928 г.)	36.9—47.8 × 24.3—38.1 41.9 × 30.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. randaiense (цельный лист) Kanehira, 21802	26.0—47.2 × 20.6—24.3 34.7 × 22.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. randaiense (цельный лист) » 21802	27.8—34.5 × 19.4—28.4 30.6 × 24.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. randaiense (проросток, Wilson, 10800)	47.2—66.6 × 32.7—43.0 55.2 × 37.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lindera triloba	23.7—41.3 × 18.1—30.5 33.3 × 23.3	1.46	—	—	44.2—53.9 × 29.0—37.6 47.9 × 32.7	19.4—26.7 × 16.9—24.3 23.6 × 20.8	4	0.58	—	—

ной оси, 20.8 μ по короткой оси. Клетки, расположенные над крупными пучками, прямостенные, различной формы, прямоугольные или 5—6-угольные. Имеются овальные или треугольные основания волосков. Волоски прямые или изогнутые, с острыми: удлиненно-заостренными или гораздо реже притупленными верхушками. Видны почти округлые поры секреторных клеток; размеры пор — 18.2—(21.3)—24.0×16.9—(18.9)—20.0 μ. Толщина наружных (тангентальных) стенок 0.58 μ.

В результате изучения современных видов *Sassafras* мы можем дать краткую характеристику эпидермы и кутикул листьев рода *Sassafras*. (Таблицы I—III).

Эпидерма листа состоит из одного слоя клеток с кутинизированными стенками. Наружные (тангентальные) стенки гораздо толще внутренних (тангентальных) и боковых (радиальных). Клетки верхней эпидермы более толстостенные, чем клетки нижней эпидермы. Клетки верхней эпидермы прямолинейные, прямолинейно-округлые, извилистые и извилисто-волнистые; они варьируют по форме, очертанию и размерам у разных видов. Клетки нижней эпидермы выпуклые, округлые или округло-извилистые, реже прямолинейно-округлые. Устьица широкоэллиптические или округлые, расположены на нижней поверхности листа. Замыкающие клетки погружены сильно или незначительно. Они ограничены 2 побочными клетками, длинная ось которых параллельна длинной оси устьица. Иногда видна лишь одна побочная клетка или они, как правило, совсем не видны (*S. albidum*). Истинную форму и размеры замыкающих клеток часто нельзя точно установить из-за их погруженности и нависания над ними эпидермальных клеток. К устьицу прилегают 2—10 клеток эпидермы. Число их, форма и размеры варьируют у разных видов. Они нависают над побочными и замыкающими клетками в большей или меньшей степени и придают различные очертания устьицу. В поле зрения микроскопа у всех видов 9 устьиц. Имеются основания волосков, окруженные 4—9 клетками с сильно кутинизированными стенками, а также неправильной формы поры секреторных клеток. Эпидермальные клетки, расположенные над сосудистыми пучками, с прямыми, округлыми, прямолинейно-округлыми или извилистыми стенками самой различной формы.

Итак, эпидермальный анализ *S. albidum*, *S. tzumu* и *S. randaiense* подтверждает чрезвычайную близость этих видов, подчеркиваемую Редером (Rehder, 1920). Но в то же время сравнительное изучение эпидермы листьев представителей рода *Sassafras* обнаруживает видовые различия в ее строении. Следует подчеркнуть, что каждый вид характеризуется лишь ему присущими особенностями строения верхней и нижней эпидермы листа. В таблице в тексте приводятся данные измерений эпидермальных клеток и устьиц 3 видов *Sassafras*. *S. albidum* имеет крупноклетную, тонкостенную, мелко волнисто-извилистую верхнюю и нижнюю эпидерму листа. У *S. tzumu* клетки верхней эпидермы почти прямолинейные или прямолинейно-округлые, или извилистые, т. е. иной формы, чем у *S. albidum*. Клетки верхней и нижней эпидермы у *S. tzumu* гораздо мельче и более толстостенные, чем у *S. albidum*. У *S. randaiense* клетки верхней эпидермы большей частью прямолинейные, редко извилистые, 3—6 угольные, более крупные, чем у *S. tzumu*; клетки нижней эпидермы округлые в очертании, более крупные, более правильной формы, чем у *S. tzumu*, и более толстостенные, чем у *S. albidum* и *S. tzumu*. У *S. albidum* устьица сильно погруженные, у *S. tzumu* и *S. randaiense* незначительно погруженные; самые мелкие устьица у *S. tzumu*, самые крупные у *S. randaiense*. Побочные клетки видны очень редко у *S. albidum*; у *S. tzumu* и *S. randaiense* обычно видны 1 или 2 побочные клетки. Эпидермальные клетки, окружающие устьице, сильно нависают над замыкающими клетками у *S. albidum*, меньше или не нависают у *S. tzumu*; у *S. randaiense* они расположены кольцом и не нависают над замыкающими клетками или нависают в очень незначительной степени.

Как по строению эпидермы листа, так и по морфологии цветка *S. randaiense* очень близок к *S. tzumu*, но отличается от *S. albidum* в значительной степени. По строению эпидермы листа *S. albidum* является более при-

митивным видом (по Скворцовой, 1960), а *S. randaiense* — более совершенным. Эпидерма же листа *S. tzumu* представляет средний тип между *S. albidum* и *S. randaiense*. Как показало изучение верхней эпидермы листа проростка *S. randaiense*, клетки ее гораздо более крупные и извилистые, чем у листьев взрослого растения. Казаплигиль (Kasapligil, 1951) отметил волнистость стенок клеток листа проростка в сравнении с прямостенной эпидермой листа взрослого растения у *Ubmellularia californica* Nutt. Он высказал предположение, что эволюционная тенденция заключается в превращении эпидермы листа с волнистыми стенками в прямостенные эпидермальные клетки.

Далее необходимо подчеркнуть, что цельные и лопастные листья имеют сходное строение эпидермы. Наблюдаются лишь незначительные отклонения в размерах эпидермальных клеток и устьиц цельных листьев по сравнению с лопастными (см. таблицу). Несмотря на большую изменчивость листьев *Sassafras* по форме и характеру жилкования, анатомические структуры их относительно константны и позволяют более точно определять различные листовые формы этого рода в ископаемом состоянии.

В результате всестороннего исследования эпидермы листьев представителей рода *Sassafras* мы приходим к выводу, что при наличии фитолейм этот род может быть довольно легко определен в ископаемом состоянии, а также возможно более или менее точное сопоставление эпидермы листьев ископаемых видов с близкими к ним современными видами.

Как показало изучение *Lindera triloba* Blume и сравнение ее с изученными видами *Sassafras*, по строению эпидермы листа *L. triloba* хорошо отличается от видов *Sassafras*. При наличии отпечатков листьев *S. polevoii* (Krysht.) Jarm. с фитолеймой эпидермальный анализ помог бы точнее установить родовую принадлежность этих отпечатков. В связи с вышеизложенным интересно и важно рассмотреть определения эпидермы и кутикул листьев ископаемых представителей рода *Sassafras*, описанных в литературе. Отметим, что в настоящее время эпидермальный анализ успешно применяется для определения ископаемых лавровых. Из различных третичных отложений были описаны и изучены эпидерма и кутикула ископаемых листьев *Cinnamomum*, *Laurus*, *Lindera*, *Litsea*, *Nectandra*, *Oreodaphne*, *Persea*, *Cryptocarya*, *Ocotea*, *Aniba*, *Neolitsea*, *Sassafras* и других родов (Bandulska, 1926, 1928, 1929; Reid a. Chandler, 1926; Straus, 1930; Stockmans, 1932; Hofmann, 1932; Jurasky, 1934; Johnson, 1938; Beyn, 1940; Kräusel u. Weyland, 1950; Hantke, 1954; Jähnichen, 1955, 1958, 1959; Nötzold, 1957; Raniecka-Bobrowska, 1957; Колаковский, 1958, 1959, 1964; Колаковский и Шакрыл, 1958; Шакрыл, 1963; Dilcher, 1963; Rüffle, 1963). Эпидерма и кутикула ископаемых листьев *Sassafras* были описаны в ряде работ (Straus, 1930; Jurasky, 1934; Johnson, 1938; Hantke, 1954; Jähnichen, 1955).

Остановимся кратко на этих работах и выскажем свои соображения по интересующему нас вопросу.

Штраус (Straus, 1930) из верхнего плиоцена Виллерсхаузена приводит отпечаток 3-лопастного листа *S. variifolium* Nil. (=*S. ferretianum* Massal.) прекрасной сохранности с фитолеймой. По форме и жилкованию отпечаток листа можно безошибочно отнести к роду *Sassafras*. К сожалению, фотографии верхней и нижней эпидермы неясные, но и они дают возможность уловить основные признаки эпидермы *Sassafras*. По строению эпидермы листа отпечаток листа обнаруживает сходство с *S. tzumu*. У Юраского (Jurasky, 1934) мы находим изображение нижней эпидермы ископаемого листа (Taf. V, Fig. 14) из миоценового отложения в Кельне, но без определения и без фотографии отпечатка листа, с которого получен препарат. По форме, размерам и очертанию стенок клеток нижней эпидермы, наличию одной видимой побочной клетки, характеру нависания клеток над устьицем, форме надсосудистых клеток обнаруживается несомненное сходство этой эпидермы с *S. tzumu*. Джонсон (Johnson, 1938) описывает из третичных отложений северо-восточной Ирландии отпечаток неполного 3-лопастного листа *S. bailyi* Johnson с фитолеймой. По форме и характеру жилкования

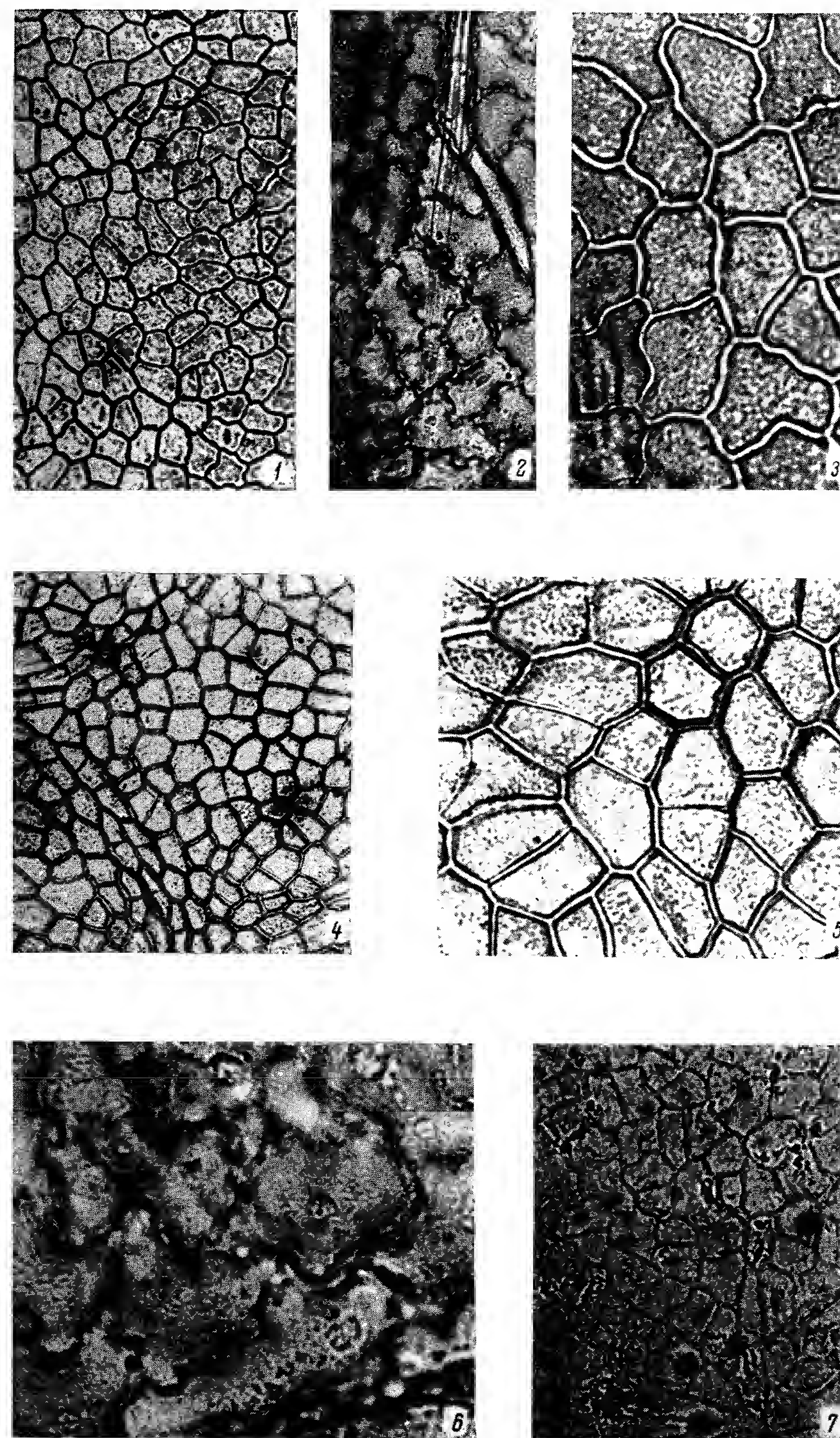
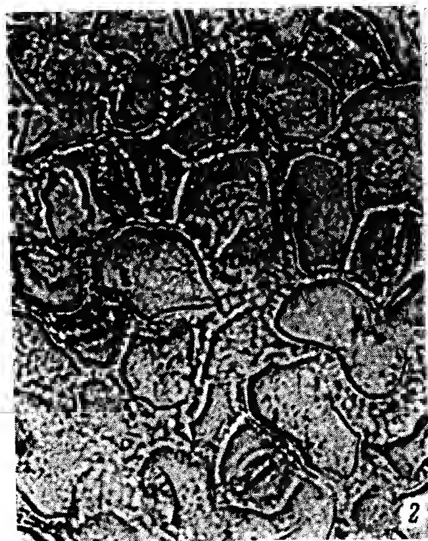


Таблица I

1 — Sassafras tzumu (Hemsl.) Hemsl. Верхняя эпидерма 3-лопастного листа (увел. 240); *2 — S. albidum* (Nutt.) Nees. Верхняя эпидерма цельного листа (увел. 240); *3 — S. tzumu* (Hemsl.) Hemsl. Верхняя эпидерма 3-лопастного листа (увел. 600); *4 — S. randaiense* (Hayata) Rehd. Верхняя эпидерма цельного листа (увел. 240); *5 — S. randaiense* (Hayata) Rehd. Верхняя эпидерма цельного листа (увел. 600); *6 — S. albidum* (Nutt.) Nees. Верхняя эпидерма цельного листа (увел. 600); *7 — Lindera triloba* Blume. Верхняя эпидерма 3-лопастного листа (увел. 240).





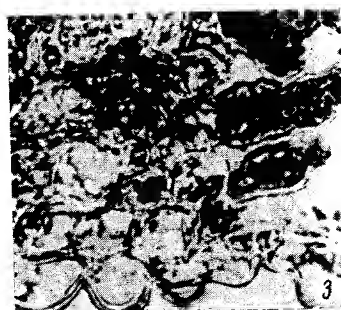


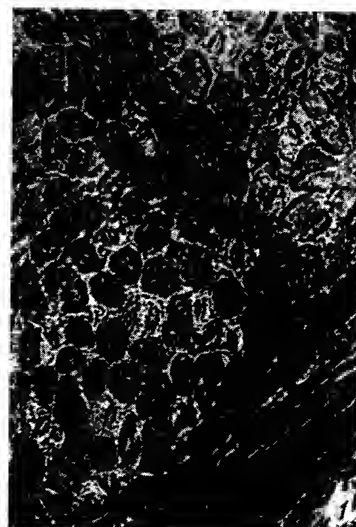


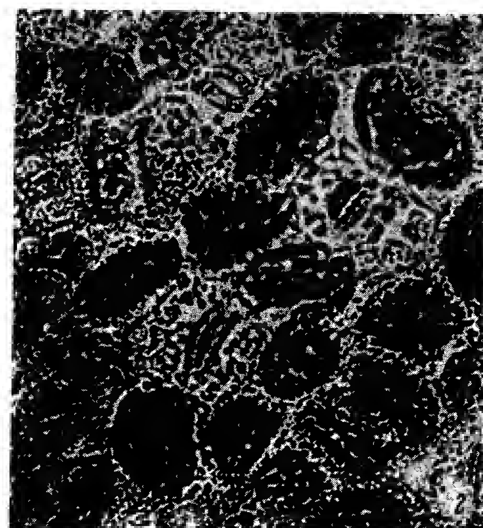




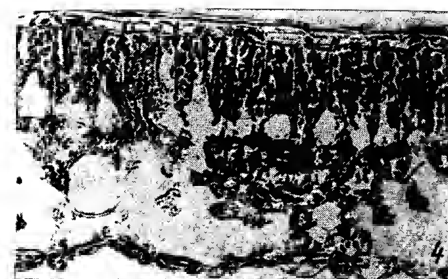
Таблица II

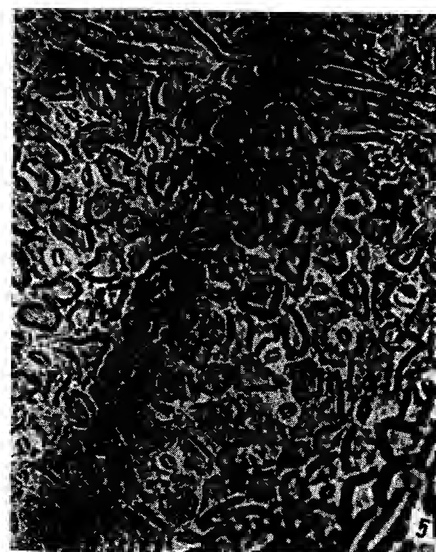
1 — *Sassafras albidum* (Nutt.) Nees. Нижняя эпидерма 3-лопастного листа (увел. 240); *2* — *S. albidum* (Nutt.) Nees. Нижняя эппдерма 3-лопастного листа (увел. 600); *3* — *S. tzumu* (Hemsl.) Hemsl. Поперечный разрез через устьице (увел. 600); *4* — *S. tzumu* (Hemsl.) Hemsl. Нижияя эпидерма цельного листа, опушение (увел. 240); *5* — *Lindera triloba* Blume. Нижняя эпидерма 3-лопастного листа (увел. 240); *6* — *L. triloba* Blume. Нижняя эпидерма 3-лопастного листа (увел. 600).











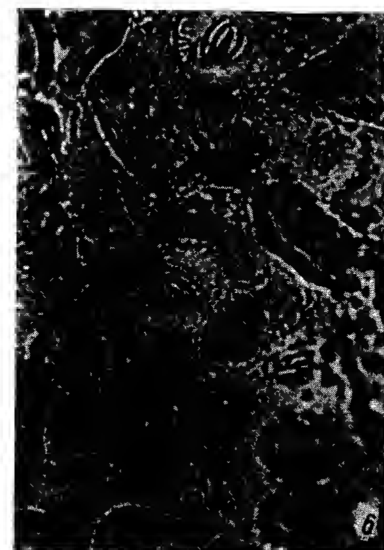


Таблица III

1 — *Sassafras randaiense* (Hayata) Rehd. Нижняя эпидерма цельного листа (увел. 240); *2* — *S. randaiense* (Hayata) Rehd. Нижняя эпидерма цельного листа (увел. 600); *3* — *S. randaiense* (Hayata) Rehd. Поперечный разрез через устьице (увел. 450); *4* — *S. tzumu* (Hemsl.) Hemsl. Поперечный разрез листа (увел. 240); *5* — *S. tzumu* (Hemsl.) Hemsl. Нижняя эппдерма 3-лопастного листа (увел. 240); *6* — *S. tzumu* (Hemsl.) Hemsl. Нижняя эпидерма 3-лопастного листа (увел. 600).

отпечаток листа очень похож на лист *Sassafras*, если не принимать во внимание треугольную форму лопастей, не характерную для современных видов. Полное описание и изображение сохранившейся здесь верхней эпидермы листа отсутствует. Известно лишь, что клетки эпидермы листа крупные, полигональные с волнистыми стенками, как у *S. albidum*. Джонсон отмечает также железки с эфирными маслами в мезофилле.

Хантке (Hantke, 1954) описывает из верхнего миоцена Шротцбурга *Cinnamomum polymorphum* (A. Br.) Heer, включая в качестве одного из его многочисленных синонимов *Sassafras aesculapii* Heer. Имеется описание верхней эпидермы листа *C. polymorphum*, изображение же ее отсутствует. Однако и по описанию эту эпидерму вряд ли можно сопоставить с верхней эпидермой листа видов *Sassafras*. К тому же, очевидно, нет оснований для отнесения *S. aesculapii* Heer к роду *Sassafras*. Этот вид нуждается в тщательном критическом пересмотре.

Янихен (Jähnichen, 1955) подверг анатомическому исследованию лавровые из третичных глин Прешена. Изучив эпидермальные структуры ранее описанных видов *Laurus*, представителей родов *Daphnogene* и *Sassafras*, он пришел к выводу, что все они должны рассматриваться в объеме *Laurophyllum princeps* (Heer) Kräus. et Weyl. Им были изучены эпидермы 2 отпечатков цельных листьев, отнесенных Менцелем (Menzel, 1903) к *S. aesculapii* Heer. Отметим, что по морфологическим признакам эти отпечатки нельзя отнести к роду *Sassafras*. Кроме того, они отличаются от типовых изображений *S. aesculapii* Heer (Heer, 1856, Taf. XC, Fig. 13—16), на что обращает внимание и Янихен. Исследование верхней эпидермы показало, что эпидермальные клетки имеют извилистые очертания стенок с характерными для *Laurus* узловатыми утолщениями, отсутствующими у *Sassafras*. Янихен приходит к выводу, что оба отпечатка близки в морфологическом и анатомическом отношении к типу *Laurophyllum*.

Итак, анализируя эти работы, мы приходим к выводу, что в настоящее время имеются лишь 2, описанные в литературе эпидермы ископаемых листьев, которые, без сомнения, следует отнести к роду *Sassafras* (Straus, 1930; Jurasky, 1934). Это — эпидермы листьев *Sassafras ferretianum* Massal. Они обнаруживают наибольшее сходство с китайским видом *S. tzumu*. Что касается отпечатка листа *S. bailyi* (Johnson, 1938), то возникает некоторое сомнение в правильности определения этого отпечатка в связи с тем, что треугольная форма лопастей не является характерной для современных видов, а достаточно полное описание и изображение верхней эпидермы отсутствует.

В заключение считаю своим долгом выразить искреннюю благодарность И. Н. Свешниковой за внимание и помощь, оказанную мне в ходе работы.

ЛИТЕРАТУРА

Азизова У. (1933). Анатомическое исследование листа вечнозеленого растения *Laurus nobilis*. Сов. бот., 2. — Захаревич С. Ф. (1954). К методике описания эпидермиса листа. Вестн. ЛГУ, 4, сер. биолог., геогр. и геолог., 2. — Колаковский А. А. (1958). Первое дополнение к дуабской плиоценовой флоре. Тр. Сухумск. бот. сада, 11. — Колаковский А. А. (1959). Второе дополнение к кодорской плиоценовой флоре. Тр. Сухумск. бот. сада, 12. — Колаковский А. А. (1964). Плиоценовая флора Кодора. Сухумск. бот. сад. Монографии, 1. — Колаковский А. А. и А. К. Шакрыл. (1958). Новое лавровое в плиоценовой флоре Дуаба. Сообщ. АН ГрузССР, 21, 1. — Крейзель Р. (1932). Методы палеоботанических исследований. — Криштофович А. Н. (1957). Палеоботаника. — Свешникова И. Н. (1952). Применение анатомического исследования эпидермиса и кутикулы при определении ископаемой хвои. ДАН СССР, 84, 1. — Свешникова И. Н. (1955). К методике исследования эпидермиса и кутикул ископаемых и современных хвойных. Бот. журн., 4. — Скворцова Н. Т. (1960). Строение эпидермисов у представителей сем. *Hamamelidaceae*. Бот. журн., 5. — Шакрыл А. К. (1960). Изменчивость эпидермиса листьев камфорного лавра. Сообщ. АН ГрузССР, 24, 1. — Шакрыл А. К. (1963). Эпидермис лавровых для диагностики современных и ископаемых видов. Автореф. диссерт. — Шакрыл А. К. (1965). Эпидермис лавровых для диагностики некоторых современных и ископаемых видов. — Штромберг А. Я. (1956). К вопросу о классификации устьичных типов в листьях двудольных растений. В сб. Тр. Тбилисск. н.-и. фарм. инст., 8. — Bandulska H. (1926). On the cuticles of some fossil and recent *Lauraceae*. J. Linn. Soc., Bot., 47. —

Bandulska H. (1928). A Cinnamon from the Bournemouth Eocene. J. Linn. Soc., Bot., 48. — Bandulska H. (1929). Secretory cells in a fossil leaf. Ann. Bot., 43. — Beyn W. (1940). Die Einschaltung geformter Pflanzenreste in das Braunkohlenprofil des mittleren Geiseltales. Nova Acta Leop. N. F., 8. — Dilcher D. L. (1963). Cuticular analysis of Eocene leaves of *Ocotea obtusifolia*. Amer. J. Bot., 50. — Hantke R. (1954). Die fossile Flora der obermiozänen Oehninger-Fundstelle Schrotzburg. Denkschr. Schweiz. naturf. Ges., 80. — Heer O. (1856). Flora tertiaria Helvetiae. Die tertiäre Flora der Schweiz, 2. — Hofmann E. (1932). Epidermisreste und Blattabdrücke aus den Braunkohlenlagern des Geiseltales. Nova Acta Leop. N. F., 1. — Jähnichen H. (1955). Beiträge zur Flora des tertiären plastischen Tone von Preschen bei Bilin (ČSSR). *Lauraceae*. I. Jahrb. Staatl. Mus. Min. Geol. Dresden, 1. — Jähnichen H. (1958). Beiträge zur Flora der tertiären plastischen Tone von Preschen bei Bilin (ČSSR). *Lauraceae*. II. Jahrb. Staatl. Mus. Min. Geol. Dresden, 4. — Jähnichen H. (1959). Die Kutikularanalyse fossiles Blätter in Rahmen der mikropaläobotanischen Komplexmethode. Geologie, 8. — Johnson T. (1938). A fruiting *Sassafras* from N. E. Ireland. Mem. a. Proceed. Manchester Lit. a. Phil. Soc., 82. — Jurasky K. A. (1934). Kutikular-Analyse I. J. biol. gen., 10 (2). — Kasapligil B. (1951). Morphological and ontogenetic studies of *Umbellularia californica* Nutt. and *Laurus nobilis* L. Univ. calif. Publ. Bot., 25. — Kostermans A. J. G. H. (1957). *Lauraceae*. Reinwardtia, 4. — Kräusel R. (1950). Die paläobotanischen Untersuchungsmethoden. — Kräusel R. u. H. Weyland. (1950). Kritische Untersuchungen zur Kutikularanalyse tertiärer Blätter. I. Paläontogr., 91B. — Marlier-Spirlet M. L. (1945). Sur quelques épidermes des feuilles de *Cinnamomum* L. Bull. Jard. bot. Bruxelles, 17. — Menzel P. (1903). Über die Flora der plastischen Tone von Preschen und Langeaujezd bei Bilin. Sitz. Ber. Isis. Dresden. — Metcalfe C. R. a. L. Chalk. (1950). Anatomy of the dicotyledons, 2. — Nötzold Th. (1957). Miozäne Pflanzenreste von der Schrotzburg am Bodensee. Ber. naturforsch. Ges. Freiburg, 47. — Petzold V. (1907). Systematische-anatomische Untersuchungen über die Laubblätter der amerikanischen Lauraceen. Bot. Jahrb., 38. — Raniecka-Bobrrowska J. (1957). A few remnants from the Tortonien of Upper Silesia. Inst. Geol. Kwartalnik, Geol., 1 (2). — Rehder A. (1920). The American and Asiatic species of *Sassafras*. J. Arnold Arbor., 1. — Reid E. M. a. M. E. J. Chandler. (1926). The Bembridge flora. Brit. Mus. Cat. Cainozoic plants, 1. — Rüffle L. (1963). Die obermiozäne (sarmatische) Flora vom Randeckes Maar. Paläontol. Abhandl., 1 (3). — Santos J. K. (1930). Leaf and bark structure of some Cinnamon trees with special reference to the Philippine species. Phillipp. J. Sci., 43. — Solereder H. (1908). Systematic anatomy of the dicotyledons, 2. — Stockmans F. (1932). Sur les épidermes de dicotylédonées (*Dewalquea gelindenensis* Saporta et Marion et *Litsea elatinervis* Saporta et Marion des Marnes de Gelinden (Paléocène). Bull. Mus. Hist. nat. Belg., 8. — Straus A. (1930). Dikotyle Pflanzenreste aus dem Oberpliozän von Willershausen (Kreis Osterode, Harz). I. Jahrb. preuss. geol. Landesanst., 51. — Teschner H. (1923). Die Lauraceen Nordost-Neu-Guineas. Bot. Jb., 58. — Weiss H. F. (1906). The structure and development of the bark in the *Sassafras*. Bot. Gaz., 41.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

ON THE STRUCTURE OF THE LEAF EPIDERMIS IN THE RECENT AND THE FOSSIL REPRESENTATIVES OF THE GENUS *SASSAFRAS (LAURACEAE)*

By N. N. Imkhanitskaya

SUMMARY

The object of these studies was the structure of the upper and the lower epidermis of the leaves of *Sassafras albidum* (Nutt.) Nees, *S. tzumu* (Hemsl.) Hemsl., *S. randaiense* (Hayata) Rehd. and *Lindera triloba* Blume. The differences between the species of *Sassafras* in the structure of the leaf epidermis were revealed. *S. albidum* and *S. randaiense*, on the basis of their epidermal characters, should be considered to be the most primitive and the most advanced species respectively, while *S. tzumu* is an intermediate link between these species. The entire and the partite leaves have the same structure of the epidermis, which makes it possible to identify them more precisely in fossil state. The fossil remains of leaves of *Sassafras*, provided the mummified remnants are well preserved, can be precisely identified and compared with the recent species of *Sassafras*.

The structure of the leaf epidermis of *Lindera triloba* Blume is different from that of *Sassafras*.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.12 : 582.4/.9

А. М. Якшина

К МЕТОДИКЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ДЫХАНИЯ У ЛЕСНОГО ПОДРОСТА [1]

С 7 рисунками

Материалы, приведенные в данной статье, послужили методическим обоснованием для расчетов баланса органического вещества у 6-летнего подроста дуба в Подмосковье (Якшина, 1965).

Величина ежегодного прироста сухой массы растений определяется балансом органического вещества, который, как известно, состоит из 2 частей — приходной и расходной. Приходная часть — накопление органического вещества при помощи фотосинтеза — в настоящее время изучена довольно полно. Значительно меньше данных имеется по расходной части баланса, которая представлена дыханием и опадом.

Изучением баланса занимались Бойсен-Иенсен (Boysen-Jensen, 1932), Даксер (Daxer, 1934), Л. А. Иванов (1941), Мёллер (Möller, 1946, 1954), Польстер (Polster, 1950), Вальтер (Walter, 1951), Хейнике и Чильдерс (Heinicke a. Childers, 1954 — цит. по: Крамер и Козловский, 1963), Т. А. Алексеева (1957), Транквиллини (Tranquillini, 1962), Л. А. Иванов и др. (1963), и др.

Расходная часть баланса представлена в основном тратами на дыхание, составляющими от 20 до 70% ассимилированного вещества. Однако дыхание обычно определялось лишь у листьев, остальные данные брались чаще всего из классических работ Бойсен-Иенсена, Мёллера, а для корней — у Эйдманна (Eidmann, 1943). По дыханию ствола и ветвей имеются лишь единичные цифры.

Польстер (1950) считает, что управление дыханием могло бы значительно улучшить баланс органического вещества; по мнению Иванова (1941), улучшение баланса зависит целиком от интенсификации фотосинтеза.

Недостаточная изученность роли дыхания в балансе органического вещества у древесных растений отчасти объясняется методическими трудностями его измерения в массивных частях растений. Удобно работать с отрезанными частями растений; такую методику использовали многие авторы. Однако при этом происходит нарушение целостности организма и образуется раневая поверхность. Оба эти обстоятельства могут изменить нормальный ход дыхания.

Влияние отрезания подробно изучалось лишь для листьев. Считается, что отрезанный лист дышит так же, как и на растении, по крайней мере в первые часы (Семихатова, 1959). Относительно неассимилирующих частей растения сведения весьма скудны. Известно, что поранение сочных плодов и клубней вызывает повышение дыхания. При вырезании куска древесины, по Мёллеру (1946), дыхание его увеличивается на 20%. Желявский и Фукс (Zelawsky u. Fuchs, 1961) установили, что по мере высыхания отрезанных кусков древесины дыхание их падает. П. Крамер и Т. Козловский (1963) считают, что поранение древесины меньше влияет на дыхание, чем поранение плодов.

В задачу нашей работы входило выяснение следующих вопросов:

1) влияние на интенсивность дыхания нарушения целостности растения; 2) влияние на дыхание раневой поверхности; 3) зависимость суточного хода дыхания от времени разрезания растения; 4) расчет интенсивности дыхания ствола (на единицу веса и поверхности); 5) определение сезонного хода интенсивности дыхания.

---

[1] Результаты исследований доложены на совместном заседании секций физиологии растений и лесоводства Ленинградского отделения Всесоюзного ботанического общества 23 III 1964 г.

Объектами служили молодые растения дуба, клена и липы — самосев под пологом дубняка в Московской области (Серебряноборское лесничество). В опыты брались дубки в возрасте 4—6 лет, имеющие высоту 20—30 см и диаметр стволика у земли 3—4 мм. Таких же примерно размеров были клен и липа в возрасте 5—11 лет. Кроме того, значительная часть работы проводилась на 6-летних дубках, выросших в питомнике в хороших условиях освещения и значительно более мощных: высотой до 1 м, с диаметром ствола у земли 8 мм.

Дыхание ствола на разной высоте изучалось также на 15-летнем дубе высотой немного более 3 м и диаметром у земли около 3 см, росшем на опушке небольшого искусственного дубового массива. Поскольку дыхание интересовало нас как составная часть баланса, оно определялось по выделению углекислоты. Сравнивая дыхание целых и разрезанных объектов, невысокие лесные растения мы разрезали на 3 части: корень, стволик и листья с зеленым приростом текущего года. Эти части растений подвешива-

ТАБЛИЦА 1

Зависимость интенсивности дыхания от нарушения целостности организма (1963 г.)[1]

Порода	Дата	Продолжительность опыта в часах	Степень целостности растения	Интенсивность дыхания, мг CO_2/г · час
Липа	4 V	24	Целое.	0.063
			Целое.	0.056
			Отдельно ствол и корень.	0.099
Дуб	6 V	23.5	Целое.	0.078
			Целое.	0.075
			Отдельно ствол и корень.	0.087
			Отдельно ствол и корень.	0.072
Клен	10 V	25	Корень и ствол (листья отрезаны).	0.080
			Отдельно ствол и корень.	0.100
Липа	11 V	23	Корень и ствол (листья отрезаны).	0.054
			Отдельно ствол и корень.	0.075
Дуб	14 V	1.5	Корень и ствол (листья отрезаны).	0.057
			Отдельно ствол и корень.	0.106
Липа	20 V	23	Ствол и корень (листья отрезаны).	0.181
			Отдельно ствол и корень.	0.241

лись на нитке и закреплялись за пробку в полулитровых сосудах, на дно которых наливался раствор барита 0.02 N концентрации. Барита эти части не касались. Во время опыта сосуды периодически встряхивались, после окончания экспозиции поглощение углекислого газа велось еще 40 минут, затем производилось титрование соляной кислотой.

У более высоких дубков из питомника в опыт брался не целый ствол, а его части. Обычно он разрезался на последовательные участки, дыхание каждого из которых определялось отдельно.

Дыхание стволиков и корней в опытах проходило на свету. Дыхание листьев прослеживалось в темноте. Одновременно отмечалась температура наружного воздуха. Продолжительность опыта составляла от получаса до суток, чаще всего 1—2 часа.

Определение дыхания неповрежденных стволиков проводилось следующим образом. Участок стволика длиной около 15 см вверху и внизу, на высоте около 5 см, окольцовывался пластилином. К нижнему кольцу примазывалась колбочка с баритом, горло которой также было по окружности обмазано пластилином. Окольцованный участок стволика обворачивался в один слой куском полиэтиленовой пленки, края которой, параллельные стволику, замыкались пластилином. Таким образом, внутри пленки оказывался стволик и горло колбы, с которой в этот момент снималась пробка. Контролем служили 3 колбочки, каждая из которых крепилась пластилином вместо растения на железную проволоку и обворачивалась пленкой такого же размера. Для встряхивания сосудов в этом случае применялось покачивание ветвей.

Дыхание корней в естественных условиях определить значительно труднее. Самая осторожная выкопка травмирует корни. Многие из них обрываются. Поэтому влияние отрезания на корни прослеживалось на дубках, выращенных над водой во влажной фильтровальной бумаге. На время опыта бумага, обворачивающая корни, снималась, и растения или их отрезанные корни помещались в сосуд над раствором барита. Кроме того, аналогичные опыты ставились с дубками, выкопанными в лесу и в питомнике. В одном случае изучалось дыхание корней, не отделенных от растения,

[1] Для вычисления интенсивности дыхания разрезанного растения траты на дыхание отрезанных корня и стволика суммировались и делились на их общий вес и число часов опыта.

в другом — отрезанных. До опыта корни на 1—2 часа ставились в воду и отмывались от земли.

У отрезанных частей растения и ненарушенных стволов в течение сезона изучали дневной и суточный ход дыхания, и по этим данным определяли его сезонный ход.

Работа проводилась под руководством Ю. Л. Цельникер.

Влияние на интенсивность дыхания нарушения целостности растения

Было поставлено 3 серии опытов. В 1-й серии опытов (проведенных до распускания листьев) сравнивалась интенсивность дыхания целого растения и растения, разрезанного на корни и стволик. Во 2-й серии сравнивалось дыхание отрезанных стволиков с дыханием стволиков неповрежденных растений; в 3-й — дыхание корней целого растения с дыханием корней, отделенных от ствола.

Результаты первой серии опытов представлены в табл. 1. Как видно из полученных данных, суммарная интенсивность дыхания стволика и корня у разрезанных растений приблизительно в полтора раза выше, чем у целых растений.

Одинаково ли влияет разрезание на интенсивность дыхания ствола и корня? Для решения этого вопроса послужили 2-я и 3-я серии опытов. Результаты наблюдений над стволами представлены на рис. 1, 2 и 3.

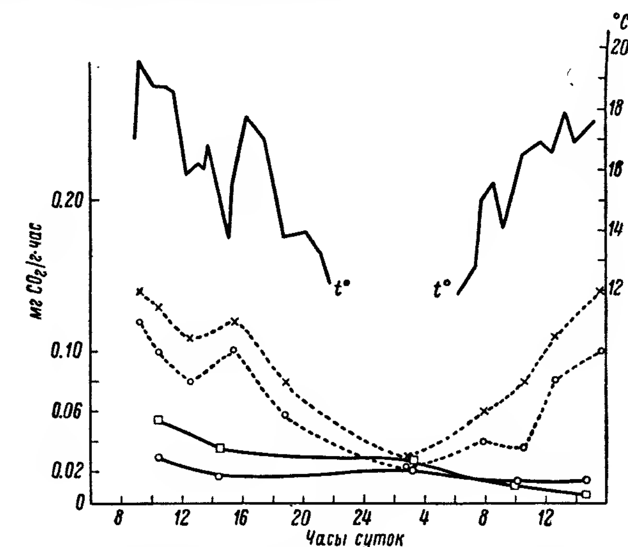


Рис. 1. Дыхание отрезанных (*пунктирная линия*) и неотрезанных (*сплошная линия*) участков ствола 6-летнего дуба черешчатого из питомника за 2 теплых дня (24—25 VI 1963).

На рис. 1 и 2 показан суточный ход интенсивности дыхания стволов 6-летнего дуба из питомника. В обоих случаях сравнивалось дыхание отрезанных и ненарушенных стволов. Отрезанные стволы, достигавшие в питомнике высоты около 1 м, разрезались дополнительно по границам годичных приростов, и дыхание этих отрезков прослеживалось отдельно. Римскими цифрами обозначена последовательность отрезков стволика, начиная от его основания. Чтобы не загромождать рисунков, данные приводим выборочно.

На рис. 1 показано дыхание стволиков за 2 теплых дня; на рис. 2 — за 1-й — теплый и 2-й — холодный день. В обоих случаях кривая дыхания отрезанных стволиков следует за изменениями температуры воздуха, а у неотрезанных — не зависит от последних. При низких температурах интенсивность дыхания отрезанных и неотрезанных стволиков значительно ближе, чем при высоких. Это особенно хорошо видно на рис. 3, на котором сведены результаты опытов за июнь и июль 1963 г. На рис. 3 видно, что с повышением температуры воздуха кривая интенсивности дыхания у отрезанных стволиков поднимается вверх сразу и более круто. У ненарушенных стволиков в диапазоне 9—20° дыхание держится на одном уровне и только выше 20° начинается заметный подъем.

На оси абсцисс рис. 3 нанесена средняя за время опыта температура наружного воздуха. В теплые дни в колбах температура повышается на 1—3°, так что обе кривые, при учете этой поправки, должны иметь более растянутую форму.

При тех температурах, которые наблюдались в 1963 г., дневная интенсивность дыхания отрезанных стволиков втрое превышала интенсивность дыхания ненарушенных. Поэтому в дальнейшем при расчете баланса цифры, полученные нами на отрезанных стволах, уменьшались втрое.

Результаты соответственных опытов с корнями (средние цифры) сведены в табл. 2. Эти опыты немногочисленны, они проводились в лаборатории и влияние температуры в данном случае не изучалось.

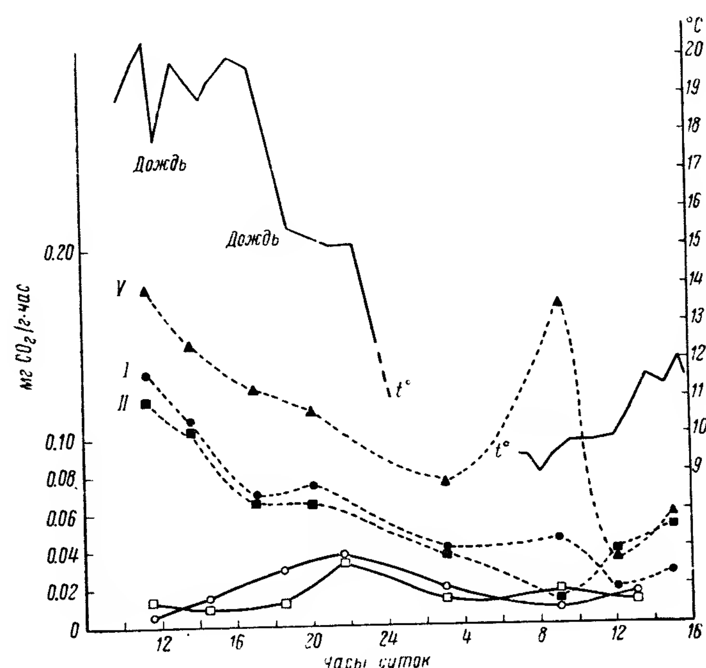


Рис. 2. Дыхание отрезанных (*пунктирная линия*) и неотрезанных (*сплошная линия*) участков ствола 6-летнего дуба из питомника за теплый и холодный дни (1—2 VII 1963).

Римские цифры — последовательные отрезки ствола от основания.

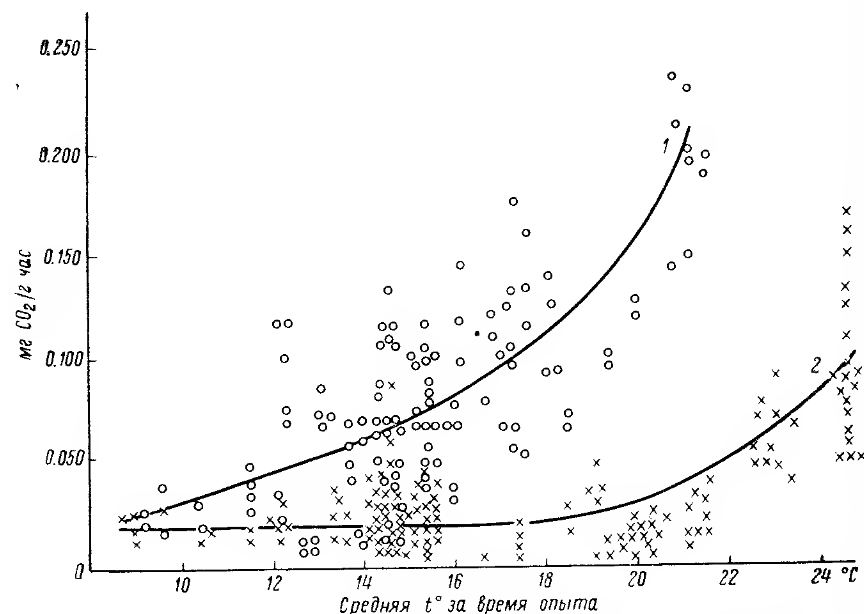


Рис. 3. Влияние средней (за время опыта) температуры воздуха на интенсивность дыхания отрезанных (*1*) и неотрезанных (*2*) стволиков 6-летнего дуба из питомника в июне—июле 1963 г.

ТАБЛИЦА 2

Влияние нарушения целостности организма на интенсивность дыхания корней дуба (1964 г.)

Дата	Объект	Характер корней	Продолжительность опыта (часы и минуты)	Средняя интенсивность дыхания корней мг CO_2/г · час		Средняя температура (в °С)
				неотрезанные	отрезанные	
7 VII	Однолетние дубки, выращенные над водой на фильтровальной бумаге.	Масса свежих белых корешков III порядка.	9.17—11.11, 11.11—13.15, 13.15—15.00	1.23, 0.99	0.44, 0.39	21
8 VII	4—5-летние дубки из леса.	Одревесневшие, с единичными белыми корешками.	10.19—13.38	0.25	0.12	19
9 VII	Дубки-однолетки из питомника.	Одревесневшие, с довольно многочисленными корешками.	10.29—11.57, 13.42—14.42, 16.16—17.10	1.06	0.42	21
16 VII	7-летние дубки из питомника.	Очень толстые грубые корни.	10.50—12.30	0.16	0.21	27
21 VII	7-летние дубки из питомника.	То же.	11.01—12.44	0.042	0.088	21
22 VII	Однолетние дубки, выращенные над водой на фильтровальной бумаге.	Корни значительно опробковели в своих толстых частях, но имеется масса белых корешков.	6.58—8.03, 8.03—9.10, 9.10—10.20, 10.29—12.17, 12.17—13.31	0.49	0.34	21

Как видно из табл. 2, интенсивность дыхания у отрезанных корней вдвое снижается. Молодые тонкие корни резче реагируют на отрезание, чем более старые. Это хорошо видно на дубках, выращенных в фильтровальной бумаге. 7 VII разница в интенсивности дыхания отрезанных и неотрезанных корней была значительно больше, чем 22 VII, когда корни уже заметно опробковели. В питомнике 7-летние дубки обнаружили даже обратную реакцию. По-видимому, это связано с тем, что корни их были очень толстые и в значительной мере относились к проводящим, приближаясь по функции к стволам. Однако этот вопрос требует еще специальной проработки.

Таким образом, в опытах, проделанных в разное время, сохраняется постоянное соотношение: интенсивность дыхания растений, разрезанных на корни и стволики, в 1.5 раза выше, чем у целых растений, за счет того, что при этом втрое увеличивается дыхание стволов, а дыхание корней уменьшается вдвое.

Раневое дыхание

Изменение дыхания, наблюдавшееся нами у отрезанных стволов и корней, могло явиться в какой-то мере следствием так называемого раневого дыхания. Для того чтобы выяснить, имеется ли раневое дыхание в условиях наших экспериментов, было поставлено несколько опытов. В одной серии опытов стволики дополнительно разрезались поперек на 6—8 частей, что увеличивало поверхность раны; в другой — раневая поверхность замазывалась пластилином, т. е. выключалась из процесса газообмена. В табл. 3 сведены результаты этих опытов.

Данные табл. 3 с несомненностью показывают, что воздействие раны не сказывается на дыхании отрезанного ствола (иначе увеличение ее поверхности вызвало бы увеличение интенсивности дыхания). Эти данные целиком совпадают с результатами опытов Л. А. Иванова (1936), показавшего, что срезанный ствол, одетый корой, не реагирует на дополнительное разрезание. Снятие же коры дает резкое изменение дыхания.

Замазывание раны пластилином также не изменило интенсивности дыхания, присущей отрезанным стволам. В данном случае сравнивалось дыхание участков стволов 15-летнего дуба разного диаметра: 12 и 17 мм. На рис. 4 представлены суточные кривые

дыхания неотрезанных и отрезанных стволов. Отрезанные участки ствола и здесь имели втрое более высокую интенсивность дыхания.

Эти опыты также подтверждают выдвинутое нами положение, что не наличие открытой раны, а нарушение целостности организма влияет на интенсивность дыхания.

ТАБЛИЦА 3

Влияние увеличения раневой поверхности на интенсивность дыхания отрезанного стволика (1962 г.)

Порода	Дата	Продолжительность опыта (часы и минуты)	Температура воздуха (°С)	Интенсивность дыхания	мг CO_2/г · час
				отрезанные	мелко нарезанные
Дуб	5 IX	13.20—13.50	13.2	0.98	1.03
		13.50—14.30	13.0	0.67	0.72
		14.30—15.00	13.0	1.14	1.10
		15.30—16.00	12.5	1.14	1.10
		Среднее		0.98	0.99
»	6 IX	10.07—11.08	14.7	0.35	0.57
		11.08—12.15	16.2	0.68	0.36
		12.15—13.15	17.3	0.42	0.48
		13.15—14.15	16.3	0.38	0.53
		14.15—15.12	15.5	0.30	0.40
		Среднее		0.41	0.47
»	7 IX	10.00—12.40	13.5	0.15	0.31
		12.40—14.53	14.0	0.16	0.18
		Среднее		0.15	0.24
»	10 IX	12.20—13.50	12.2	0.28	0.25
		13.50—15.48	12.5	0.13	0.12
		Среднее		0.20	0.18
»	12 IX	10.51—12.35	11.9	0.64	0.42
		12.37—14.37	11.7	0.39	0.34
		Среднее		0.52	0.38
Клен	14 IX	12.20—14.22	9.5	0.07	0.05
Липа	14 IX	10.27—12.37	8.5	0.10	0.08

Влияние времени разрезания на суточный ход дыхания

Наши опыты начинались обычно около 9 часов утра. Поэтому встал вопрос, не является ли полуденный подъем дыхания реакцией на разрезание растения. Однако данные о суточном ходе дыхания, показанные на рис. 1 и 2, опровергают это, так как и на другие сутки, в случае теплой погоды, наблюдалось такое же повышение дыхания.

Мы исследовали также растения, разрезанные ночью. Как видно на рис. 5, общая картина дыхания при этом не менялась: ночью оно оставалось на более низком уровне, подъем наблюдался в полуденные часы

Таким образом, ни величина раны, ни замазывание ее, ни время разрезания не оказывали воздействия на интенсивность и общий ход дыхания. Но само нарушение целостности организма резко изменяло дыхание, притом неодинаково у стволов и корней. Это наталкивает на мысль о наличии внутренней регуляции дыхания у целого растения, о какой-то корреляции между органами, нарушающейся при их разобщении. Однако этот вопрос требует специального исследования.

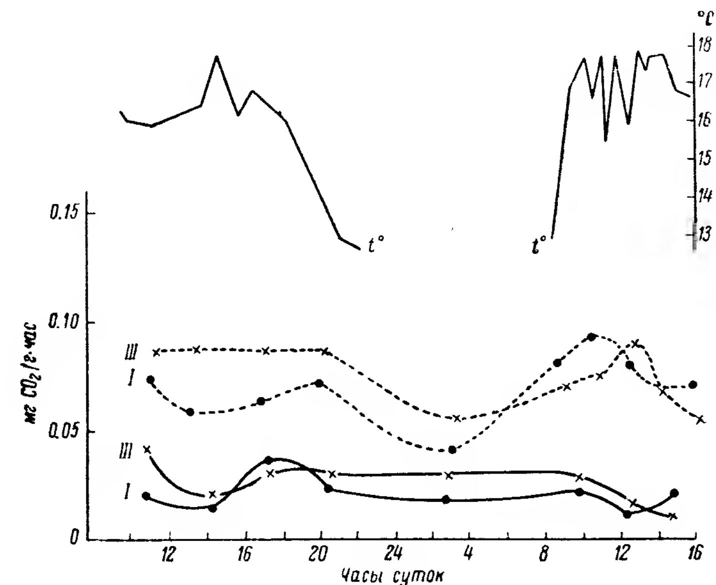


Рис. 4. Дыхание отрезанных (*пунктирная линия*) и неотрезанных (*сплошная линия*) участков ствола 15-летнего дуба. Срезы замазаны пластилином; диаметр участка ствола: *I* — 17 мм, *III* — 12 мм (5—6 VII 1963).

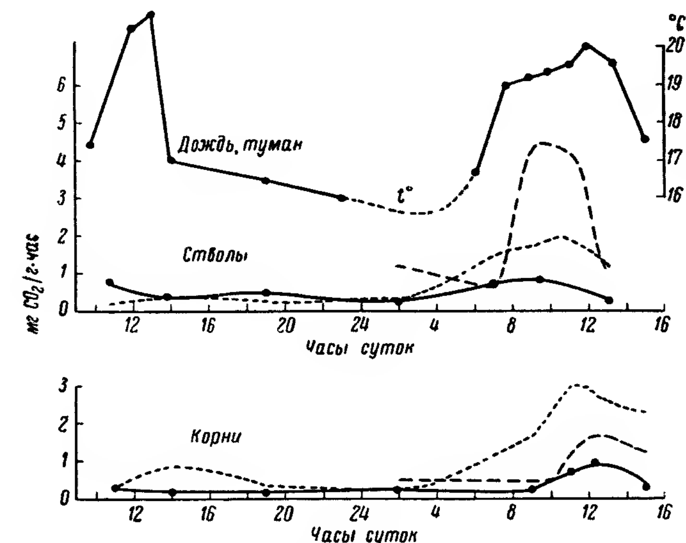


Рис. 5. Влияние времени разрезания растений на общий ход интенсивности дыхания липы мелколистной (*прерванные линии*) и клена остролистного (*цельная линия*) (9—10 VII 1963).

Способы расчета интенсивности дыхания ствола

Многочисленные опыты со стволами дуба 6 и 15 лет, выросшего в питомнике, показывают, что при расчете интенсивности дыхания на сырой вес она возрастает от основания деревца к его вершине. Это относится в равной мере к неотрезанным и отрезанным стволам. Иллюстрацией могут служить данные о суточном ходе дыхания, представленные на рис. 6. Здесь показано нарастание интенсивности дыхания снизу вверх по стволику 6-летнего дуба из питомника. Стволик был разрезан на годичные приросты. Отрезок *I* был взят из основания ствола, отрезок *VI* — близ верхушки. На рисунке видно, что с уменьшением возраста и диаметра частей ствола возрастает не только интенсивность дыхания, но и диапазон его изменений. Особенной неустойчивостью дыхания отличаются верхушки ствола, резко реагирующие на каждое изменение среды. То же самое наблюдалось у ствола и ветвей 15-летнего дуба.

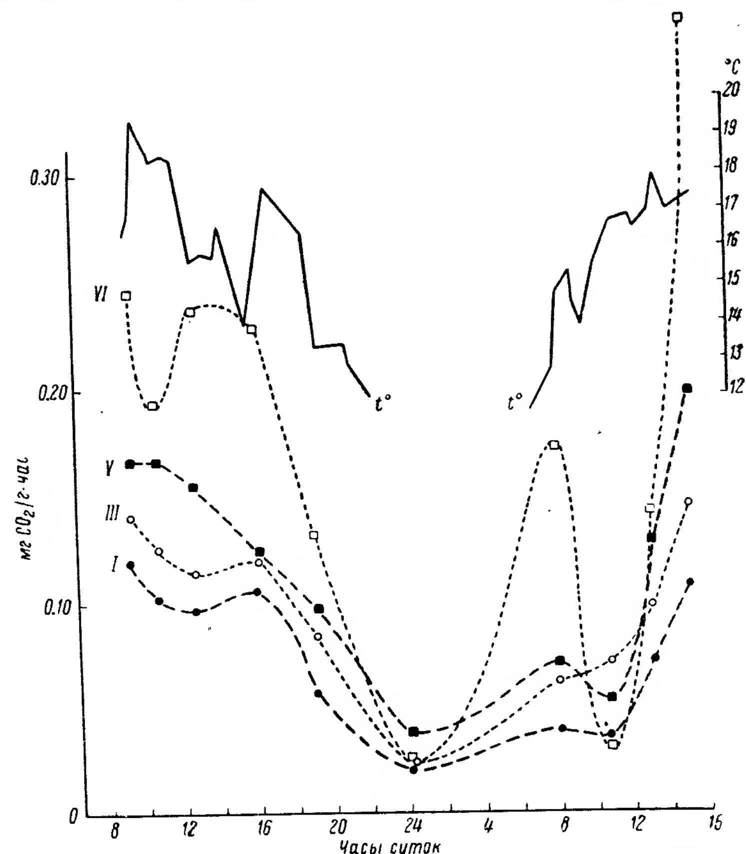


Рис. 6. Изменение дыхания ствола 6-летнего дуба из питомника (разрезанного по годичным приростам) от основания (*I*) до верхушки (*VI*) (24—25 VI 1963).

Если же вести расчет на единицу поверхности ствола, то почти по всей его длине, исключая верхушку, интенсивность дыхания оказывается приблизительно одинаковой (рис. 7). Это находит свое объяснение в том, что наиболее активно дышат клетки камбия и прилегающих к ним тканей, что показано Гудвином и Годдардом (Goodwin a. Goddard, 1940),[1] а также Мёллером (1946). Дыхание старой древесины, особенно у пород кольцепоровых, к которым относится дуб, настолько слабее дыхания коры, что им можно пренебречь.

Сезонный ход интенсивности дыхания

Сезонный ход дыхания был прослежен с весны лишь до середины лета. Цифры, полученные в данном случае на отрезанных органах растений, втрое уменьшены для стволиков дуба и вдвое увеличены для его корней, что продиктовано результатами описанных раньше опытов.

В сезонном ходе (табл. 4) обращает на себя внимание, что дыхание всех органов особенно интенсивно в мае. Корни и особенно листья имеют всегда более высокую, чем стволики, интенсивность дыхания. Дыхание листьев в мае нередко перекрывает фотосинтез, и баланс сухого вещества у растений в апреле и мае безусловно отрицательный, несмотря на обилие света в лесу. Повышенное дыхание стволиков, как и листьев, также совпадает с периодом ростовых процессов: прирост в высоту у дуба продолжается обычно не больше двух недель и заканчивается к началу июня.

[1] Цитировано по П. Крамеру и Т. Козловскому (1963).

Исходя из данных, представленных в табл. 4, для расчетов баланса брались средние за 4 месяца цифры. Среднедневное дыхание стволов — 0.071 мг CO_2/г·час; корней — 0.445 и листьев — 0.852. Ночное дыхание отрезанных объектов, по нашим данным, составляет около 30% дневного. Продолжительность повышенного (дневного) дыхания принималась равной 10 часам (что соответствует средней продолжительности фотосинтеза); дыхание в ранние утренние и вечерние часы, когда интенсивность его у отрезанных органов мала, относилось к ночному дыханию. Таким образом, среднесуточное дыхание дубка вычислялось по следующей схеме (табл. 4).

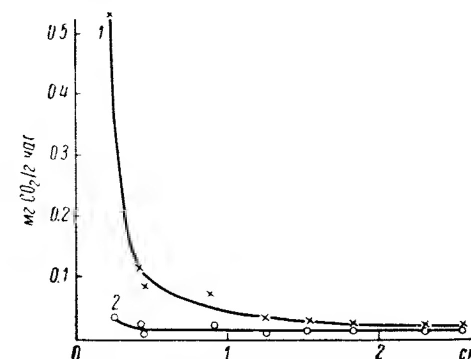


Рис. 7. Интенсивность дыхания различных по диаметру и возрасту участков ствола 15-летнего дуба из питомника в зависимости от способа расчета: на 1 г сырого веса (*1*) и на 1 см² поверхности ствола (*2*).

По оси абсцисс — участки ствола различного диаметра (в см).

В зависимости от соотношения веса листьев, ствола и корней траты на дыхание, а также баланс органического вещества у разных растений были различными (см. Якшина, 1965).

Как видно из табл. 4, интенсивность дыхания корней и особенно стволов во много раз меньше, чем у листьев. Однако при расчетах баланса этими величинами пренебрегать нельзя, так как с возрастом у дерева происходит колоссальное разрастание массивных частей и траты на их дыхание резко увеличиваются.

В результате проведенных опытов можно утверждать, что работа с отрезанными частями растений требует специальной методической проверки, так как нарушение целостности организма значительно и неодинаково изменяет интенсивность дыхания у различных объектов. Во всяком случае это относится к стволам и корням. Сравнение расчетов интенсивности дыхания ствола на единицу веса и поверхности подтверждает ранее высказанное другими авторами мнение, что дыхание ствола осуществляется в основном в камбии и прилежащих тканях. Это относится и к сравнительно молодым деревьям.

ТАБЛИЦА 4

Среднесуточное дыхание подроста дуба в расчете на 1 г сырого веса ствола, корней и листьев

Орган	Интенсивность дыхания (мг CO_2/г·час), месяцы: IV	V	VI	VII	среднедневная	ночная	Суточный расход на дыхание (мг CO_2/г·сутки)
Ствол	0.02	0.19	0.04	0.03	0.071	0.029	0.71 + 0.41 = 1.12
Корни	0.16	0.68	0.66	0.28	0.445	0.133	4.45 + 1.73 = 6.18
Листья	—	1.45	0.61	0.50	0.852	0.256	8.52 + 3.58 = 12.10

Расчет интенсивности дыхания ствола на поверхность удобен тем, что в любом участке ствола или ветки, за исключением самых тонких побегов, эта интенсивность примерно одинакова. Поэтому для определения средней пригодной для расчетов величины баланса сухого вещества не нужно большого числа опытов. Предлагаемый метод учета интенсивности дыхания ствола в его естественном, ненарушенном состоянии весьма прост и, как нам кажется, позволит сравнительно легко заполнить пробел в данных о дыхании стволов.

Литература

Алексеева Т. А. (1957). Фотосинтез и дыхание древесных пород в различных экологических условиях Теллермановского лесничества. — Иванов. Л. А. (1936). Изучение расхода составляющих древесину веществ вследствие процесса дыхания. Рукопись. Кафедра анат. и физиолог. раст. Лесотехн. акад. Л. — Иванов Л. А.

(1941). Фотосинтез и урожай. В сб. работ по физиолог. раст. памяти К. А. Тимирязева. — Иванов Л. А., И. В. Гулидова, Ю. Л. Цельникер и Е. В. Юрина. (1963). Фотосинтез и транспирация древесных пород в различных климатических зонах. В сб.: Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. — Крамер П. и Т. Козловский (1963). Физиология древесных растений. — Семихатова О. А. (1959). Обзор методов и основные принципы экологического изучения дыхания наземных растений. Полевая геоботаника. — Якшина А. М. (1965). Состояние подроста дуба под пологом леса в связи с балансом органического вещества. Бот. журн., 6. — Boysen-Jensen P. (1932). Die Stoffproduktion der Pflanzen. — Daxer H. (1934). Über die Assimilationsökologie der Waldbodenflora. Jahrbücher wiss. Bot., 80. — Eidmann F. E. (1943). Untersuchungen über die Wurzelatmung und Transpiration unserer Hauptholzarten. Schriftenreihe Göring Acad. Deutsch. Forstwissenschaft, 5. — Möller C. M. (1946). Untersuchungen über die Kohlensäurebilanz von Alpenpflanzen am natürlichen Standort. Jahrbücher wiss. Bot., 85. — Möller C. M., M. D. Müller a. J. Neilsen. (1954). Graphic presentation of dry matter production of beech. Det forstliche Forsogvasen in Danmark, 21. — Polster H. (1950). Die physiologischen Grundlage der Stofferzeugung im Walde. — Tranquillini W. (1962). Zur Bestimmung der Stoffproduktion aus CO_2 Gaswechselanalysen. Die Stoffproduction der Pflanzendecke. — Walter H. (1951). Grundlagen der Pflanzenverbreitung. V. 1. Standorts-Lehre. — Zelawsky W. u. S. Fuchs. (1961). Verlauf der Atmungsänderungen in Holz nach dem Schnitt. Paralleluntersuchungen mit dem CO_2 und Wasserdampf. — URAS. Archiv Forstwesen. 10, 11/12.

Лаборатория лесоведения,
село Успенское
Московской области.

(Получено 2 X 1964).

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.14.58

А. К. Ефейкин и П. С. Смирнов

ЕЩЕ РАЗ О ТАК НАЗЫВАЕМОЙ СТАДИЙНОЙ РАЗНОВОЗРАСТНОСТИ ТКАНЕЙ И ОРГАНОВ РАСТЕНИЯ

С 1 рисунком

Как известно, основными оригинальными положениями теории стадийного развития растений Т. Д. Лысенко (1936 г. и др.) являются локализация так называемых стадийных изменений в клетках апикальной меристемы стебля, необратимость этих изменений, непередаваемость их нижележащим клеткам и передаваемость только через деление клеток вновь образующимся клеткам, а отсюда стадийная разновозрастность базальной и верхушечной частей стебля. Базальная календарно и анатомо-морфологически старая часть стебля считается стадийно молодой, а верхушечная календарно и анатомо-морфологически молодая часть — стадийно старой. Сторонники этой теории в течение 30 лет пытались превратить ее в общебиологическую теорию, но дальше от первоначально установленных стадии яровизации и световой стадии, они нисколько не продвинулись. Да и эти стадии, если можно здесь говорить о каких-то стадиях, как было показано раньше одним из нас (Ефейкин, 1957а, 1957б), свойственны только озимым формам небольшого числа видов растений умеренных и холодных широт и являются приспособлением этих растений к сезонной смене экологических условий. Нет оснований говорить о наличии стадии яровизации у яровых, многолетних травянистых и тем более у древесных и кустарниковых форм, а также у всех тропических растений. Таким образом, теория стадийного развития применима только к очень ограниченному числу видов однолетних растений, имеющих озимую форму, и никак нельзя считать ее общебиологической теорией. Тем не менее сторонники ее пытались навязать ее в качестве общебиологической теории и вносили ее во все учебники по биологическим, агрономическим и другим дисциплинам. Работы же, критикующие эту теорию, и факты, противоречащие ей, тщательно замалчивались или же не допускались к публикации.

В доказательство гипотезы локализации так называемых стадийных изменений (природа которых так никем и не была показана) в меристеме верхушечной почки и стадийной разновозрастности базальной и верхушечной частей стебля приводится то явление, что нередко из черенков, взятых с базальной части стебля, вырастают поздноцветущие растения, а из черенков, взятых из верхушечной части стебля, — раноцветущие растения; базальные боковые побеги приступают к цветению позже верхних боковых побегов. Такое явление объясняется тем, что предположительно стадийно молодым базальным черенкам и побегам якобы требуется дополнительное время для прохождения непройденных ими стадий. Поэтому, мол, базальные боковые побеги, а также растения, выращиваемые из базальных черенков, приступают к цветению позже верхних боковых побегов и растений, выращиваемых из верхушечных черенков. Однако одним из нас (Ефейкин, 1940, 1947а, 1947б, 1948, 1957а, 1957б) было показано, что так называемой стадийной разновозрастности базальной и верхушечной частей стебля, противоположной их календарной и анатомо-морфологической разновозрастности, в действительности нет; что меристема базальной боковой почки в смысле готовности ее к переходу от вегетации к репродукции не отличается от меристемы апикальной почки.

В дополнение к ранее описанным опытам мы приводим здесь один наглядный опыт. Стеблеплоды кормовой кольраби сорта 'Ва-60' с осени находились в овощехранилище при температуре 1—4°. При этом они лежали в разных положениях и многие из них верхушкой вниз. В конце января почки на стеблеплодах тронулись в рост. При этом было замечено, что на стеблеплодах, лежавших верхушкой вниз, в первую очередь тронулись в рост почки, находящиеся на базальной части стеблеплода. Тогда, чтобы устранить механическое препятствие для роста побега из верхушечной почки, 4 февраля 2 стеблеплода, лежавшие верхушкой вниз, были перенесены в комнатную теплицу и подвешены веревкой за корень. Одновременно 2 стеблеплода, лежавшие

верхушкой вверх, были помещены в те же условия в естественном положении (т. е. верхушкой вверх) в качестве контроля.

На стеблеплодах, находившихся в естественном положении (см. рисунок), пошла в рост апикальная почка и ни одна почка в базальной части стеблеплодов не тронулась в рост. На стеблеплодах же, подвешенных верхушкой вниз (см. рисунок), все почки на их базальной части пошли в рост. Побег, выросший из базальной почки на этих стеблеплодах, зацвел даже раньше побега, выросшего из апикальной почки контрольных стеблеплодов. Согласно же гипотезе локализации стадийных изменений в меристеме апикальной почки стебля побег, выросший из базальной боковой почки, дол-



Слева — стеблеплод кольраби, подвешенный верхушкой вниз; *справа* — стеблеплод в естественном положении. (Фото Е. Афанасьева).

жен приступить к цветению позже верхушечного побега. Можно предположить, что базальные почки прошли стадию яровизации во время хранения стеблеплодов, но тогда почему ни одна почка базальной части контрольного стеблеплода не тронулась в рост?

Этот опыт еще раз красноречиво говорит об отсутствии какой-то стадийной разновозрастности базальной и апикальной частей растения. Последовательность цветения ветвей разного яруса на растении обусловливается не предполагаемой их стадийной разновозрастностью, как это считает автор теории стадийного развития растений, а полярностью и корреляцией органов в растительном организме. А полярность и корреляция органов могут быть изменены в экспериментальных условиях, как это доказано рядом исследований (Молотковский, 1949, 1951, 1958; Чайлахян и Некрасова, 1954, 1956, 1958; Ефейкин, 1961; Смирнов, 1964, 1965).

Литература

Ефейкин А. К. (1940). Влияние возраста черенка на развивающееся из него растение и вопрос о необратимом старении меристемы. ДАН СССР, 40, 5. — Ефейкин А. К. (1947а). О зависимости развития боковых побегов от их местоположения на главном стебле. ДАН СССР, 56, 6. — Ефейкин А. К. (1947б). Развитие растений из превентивных и адвентивных почек, отделенных от материнского растения. ДАН СССР, 56, 7. — Ефейкин А. К. (1948). Меристема и ускорение плодоношения сеянцев путем прививки их на плодоносящее растение. ДАН СССР, 59, 1. — Ефейкин А. К. (1957а). К вопросу о месте локализации термического и фотопериодического воздействий, вызывающих цветение растений. ДАН СССР, 117, 6. — Ефейкин А. К. (1957б). О роли меристемы в онтогенезе у семенных растений. Бот. журн., 3. — Ефейкин А. К. (1961). К вопросу об изменении полярности у растений. Бот. журн., 46, 2. — Молотковский Г. Х. (1949). О нарушении корреляционных связей между глазками глубней картофеля. Тр. Инст. физиолог. раст. им. К. А. Тимирязева, АН СССР, 6, 2. — Молотконский Г. Х. (1951). Изменение свойств черемухи и сливы путем нарушения полярности их осевых органов. ДАН СССР, 81, 1.— Молотковский Г. Х. (1958). О природе полярности и корреляционной связи между надземной и подземной частями свеклы. Бюл. МОИП. Отд. биолог., 63, 2. — Смирнов П. С. (1964). Зависимость развития периферических почек от центральной почки на головке корнеплода сахарной свеклы. Уч. зап. Чувашск. гос. пед. инст., 22. — Смирнов П. С. (1965). Значение взаимодействия отдельных органов в цветении растений. Физиолог. раст., 12, 1. — Чайлахян М. Х. и Т. В. Некрасова. (1954). О преодолении полярности у черенков лимона. Физиолог. раст., 1,1. — Чайлахян М. Х. и Т. В. Некрасова. (1956). Влияние витаминов на преодоление полярности у черенков лимона. ДАН СССР, 111, 2. — Чайлахян М. Х. и Т. В. Некрасова. (1958). Влияние физиологически активных веществ на преодоление полярности у черенков лимона. ДАН СССР, 119, 4.

Чувашский
сельскохозяйственный институт,
г. Чебоксары.

(Получено 15 IV 1965).

УДК 581.15 : 576.2 : 635.2 (471.21)

Б. Н. Головкин

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛУКОВИЧНЫХ РАСТЕНИЙ В ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

С 5 рисунками

Общая тенденция диких растений к различного рода морфологическим изменениям в условиях культуры была подмечена человеком еще в глубокой древности и использована им для сперва почти бессознательного искусственного отбора. В дальнейшем формообразующее влияние культуры наряду с гибридизацией стало важным фактором, используемым селекционерами в их повседневной работе и интродукторами при введении в культуру новых полезных дикорастущих растений.

Луковичные растения в условиях культуры обычно проявляют не меньшую изменчивость, чем представители других групп растений. При этом различными авторами отмечались как вариации размеров надземных и подземных органов, так и различные тератологические изменения вегетативных и генеративных частей: редукция числа частей околоцветника, тенденция к махровости, фасциация стебля и т. п. (Hardy, 1918; Сердюков, 1950: Rice a. Compton, 1950; Лучник, 1951; Шавров, 1958; Saha, 1961, и др.).

Интенсивному формообразованию в условиях культуры способствует целый ряд факторов. С одной стороны, это более оптимальные, чем в природе, условия произрастания на делянках и грядках — обычно повышенный агрофон и сильно ослабленная конкуренция с сорняками. С другой стороны, такими факторами могут стать более суровые, чем на родине растения, климатические условия. Иногда причиной морфологических изменений растения является одностороннее ненормальное усиление роли одного фактора в ущерб остальным.

В Полярно-альпийском ботаническом саду на Кольском полуострове одним из наиболее мощных факторов, стимулирующих образование новых форм у переселенных растений, является увеличенный фотопериод, вызывающий усиление фотосинтетической деятельности (Шульц, 1949; Журбицкий и Вартапетян, 1956, и др.). Длинный день способствует также формированию луковиц (Самыгин, 1946). В сочетании с несколько пониженной температурой почвы, обусловливающей усиленное развитие корневой системы (Коровин, 1961), это обеспечивает растение повышенным количеством минеральных и синтезированных органических веществ, т. е. создает основу для ускоренного роста. При более или менее благоприятном гидротермическом режиме все эти возможности в той или иной степени претворяются в действительность. Очевидно, именно поэтому в условиях нашего Сада среди морфологических изменений, возникших у переселенных растений, гигантизм нередко занимает ведущее место.

Однако по сравнению с другими группами растений луковичные наиболее консервативны в отношении увеличения своих линейных размеров. Редкие случаи гигантизма отмечены нами у лилии кудреватой *Lilium martagon* L., особи которой достигают 180—190 см высоты. Увеличение длины отгиба околоцветника (6.5 см против 5.5 см в природе) наблюдалось у некоторых экземпляров кандыка сибирского *Erythronium sibiricum* Kryl. В то же время у отдельных видов луковичных растений в наших условиях появились карликовые особи (*Ornithogalum brachystachys* C. Koch, *Allium odorum* L.), уменьшилась ширина листьев (*O. brachystachys*, *Lilium cernuum* Kom.).

Совсем иную картину представляют различные тератологические изменения в строении вегетативных и генеративных органов луковичных. Такие изменения появляются ежегодно у растений почти всех испытываемых образцов, иногда одновременно на многих особях. Чаще всего наблюдается изменение числа более или менее стабильных в природе частей растений (числа стеблевых листьев, прицветников, цветков, частей околоцветника и др.). Изменение числа стеблевых листьев у них идет, как правило, в сторону увеличения. Так, у *Allium platyspathum* Schrenk обычно в питомниках Сада наблюдается 7—8 стеблевых листьев (в природе 2—6), у *A. decipiens* Fisch. — 8 листьев (в природе 2—6). У черемши *A. victorialis* L. иногда появляются четырехлистные, а у кандыка сибирского — трехлистные экземпляры (рис. 1), в то время как в природе первый вид имеет 3 листа, второй — 2. У лилий иногда наблюдается увеличение числа листьев в мутовках (*Lilium martagon*), у гусиного лука *Gagea lutea* Ker-Gawl. — числа подсоцветных листьев (рис. 2). У *Lilium tenuifolium* Fisch., имеющей в природе терминальное кистевидное соцветие, в питомниках Сада встречаются экземпляры, надземный стебель которых выше цветков заканчивается серией из 2—4 листьев, часто сильно деформированных.



Рис. 1. Двустебельный многолистный экземпляр *Erythronium sibiricum* Kryl.

Изменяется также соотношение между длиной цветоносного стебля и листьев и между длиной листьев разных ярусов. Так, у *Allium platyspathum* листья в природных местообитаниях равны стеблю или несколько превышают его, в наших же условиях они чаще всего бывают значительно короче стебля. В то же время у *A. ledebourianum* Roem. et Schult. верхние листья, в норме не доходящие до соцветия, у нас часто превышают его. У этого же вида в питомниках Сада нижние листья обычно бывают короче верхних, чего в природе, как правило, не наблюдается. Стебель *Allium altaicum* Pall. в наших условиях меньше чем на $^1/_4$ одет влагалищами листьев, тогда как у себя на родине он бывает обычно покрыт влагалищами листьев не менее чем на $^1/_3$—$^1/_2$.

Стойкая редукция стебля наблюдалась нами у *Allium coeruleum* Pall. Растения этого вида в природных местообитаниях имеют стебель высотой 26—85 см, оканчивающийся многоцветковым соцветием, в котором цветки могут заменяться луковичками (var. *bulbiferum* Ledeb.). В условиях Сада лук голубой формирует 1—3 трехгранных низовых листа, влагалище первого листа прорывается, и через образовавшееся отверстие наружу выходят 1—3 луковички, прикрепленные к сравнительно длинным нитевидным выростам.

Интересны случаи многостебельности у нормально одностебельных луковичных растений. Дополнительные стебли возникали в результате ускоренного развития почек возобновления следующего года, догоняя в своем развитии главный стебель. У кандыка (рис. 1) такой стебель прорвал основание влагалища листьев главного стебля, догнал его в росте и начал цвести одновременно с ним. Замечательно то, что как 1-й, так и 2-й стебель были трехлистными. Такое явление, вероятно, надо рассматривать как реверсию, говорящую о том, что родительские формы этого рода имели облиственный стебель. У луков (*A. platyspathum* и *A. strictum* Schrad.) дополнительные побеги выходили из влагалищ листьев, не прорывая их. У 1-го вида дополнительный побег развился из придаточной почки, заложившейся в основании 3-го листа (в наших условиях у этого лука ежегодно образуется 7—8 листьев); у 2-го вида этот побег возник, как и у кандыка, из почки возобновления следующего года, появившись из влагалища последнего 4-го листа.

Изменения генеративных органов луковичных растений не менее разнообразны и многочисленны. Число цветков в соцветиях колеблется как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения по сравнению с числами, приведенными в различных флорах для растений из природных местообитаний. Так, у большинства экземпляров *Ornithogalum schmalhausenii* Alb. и *Lilium martagon* число цветков в соцветиях, как

правило, значительно превышает число их, отмеченное у дикорастущих растений этих видов. У 1-го вида в питомниках Сада обычно наблюдается 10—20 цветков в соцветии (в природе 1—8), у 2-го вида — 20—35 цветков (в природе 5—10). Изредка встречаются многоцветковые экземпляры у *L. szovitsianum* Fisch. et Lall. (до 18 цветков в соцветии против 4 в природе). В то же время у *Gagea lutea* отмечено уменьшение числа цветков в соцветии (3—5 против 6—10 в природе).

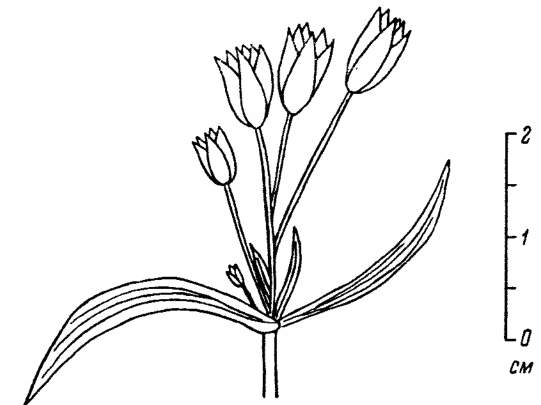
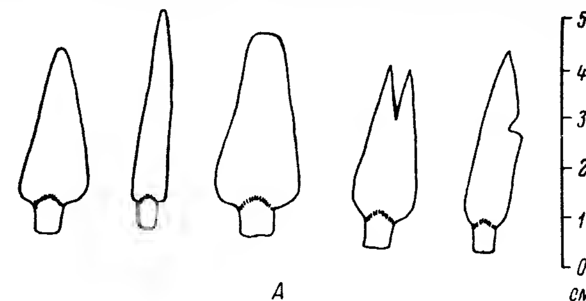
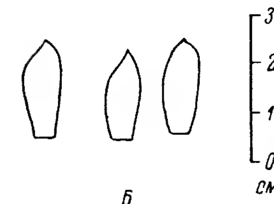


Рис. 2. Соцветие *Gagea lutea* Ker-Gawl. с 4 прицветными листьями.

Трехчленная схема строения цветка лилейных далеко не всегда в наших условиях остается константной. Здесь тенденция к махровости, т. е. увеличение числа частей околоцветника, проявляется гораздо чаще, чем его частичная или полная редукция. То же справедливо в отношении метамеров цветка. Нами отмечались цветки у *Erythronium sibiricum* с 4—5, 7 и 8 листочками околоцветника, у *Scilla roseni* C. Koch — с 5, 7, 8, 9 и 10 листочками околоцветника, у *Ornithogalum schmalhausenii* — 7—9 листочками околоцветника. При этом число тычинок почти всегда изменялось прямо пропорционально изменению числа листочков околоцветника. Наиболее стабильным оказался околоцветник у луков и лилий. Нами лишь однажды отмечалось образование пяти- и семичленных цветков у *Allium angulosum* L.





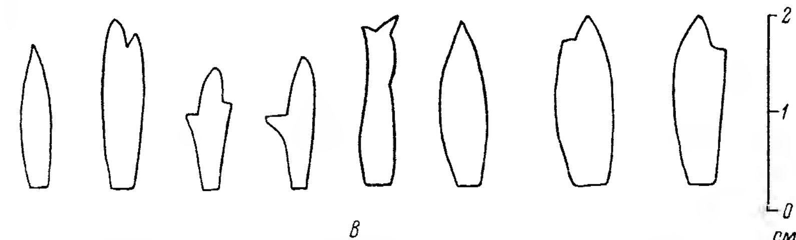


Рис. 3. Изменчивость листочков околоцветника у *Erythronium sibiricum* Kryl. (*А*), *Scilla roseni* C. Koch (*Б*) и *Ornithogalum schmalhausenii* N. Alb. (*В*).

Интересно отметить изменчивость формы листочков околоцветника (рис. 3), проявляющуюся нередко у растений одного и того же образца, а иногда в пределах одного цветка.

У определенных видов луковичных растений, плодоношение которых в какой-то мере подавлено, в условиях нашего Сада наблюдается частичная или полная редукция

андроцея и гинецея; тычинки бывают лишены тычиночных нитей, и пыльники прикрепляются непосредственно к внутренней поверхности листочков околоцветника, либо совсем отсутствуют (*Lilium dahuricum* Ker-Gawl., *L. tenuifolium* Fisch.).

Недоразвитие пестика наблюдалось нами у *L. martagon*, *L. dahuricum*, *L. pulchellum* Fisch.

Отдельно следует остановиться на метаморфозе различных частей цветка луковичных растений в наших условиях. В работе Л. А. Шаврова (1962а) подробно описываются случаи смещения пола у *Lilium dahuricum*, *L. martagon* и *L. pulchellum*, вызванного образованием у некоторых тычинок женских половых структур. Им отмечен и описан также целый ряд фасциаций цветков и плодов у луков и лилий, случаи срастания тычинок между собой и с пестиком. Нами наблюдались частные случаи фасциации генеративных стеблей у пролески Розена *Scilla roseni*, выражавшиеся в уплощении и расширении их верхней части, находящейся непосредственно под цветками. При этом наблюдается срастание 2, реже 3 цветков, в результате чего образуется уродливый увеличенный в размерах цветок с удвоенным и утроенным числом частей и одиночным, тоже увеличенным и дуговидно изогнутым пестиком. В одном и том же образце можно наблюдать все стадии этого срастания от полностью изолированных терминальных цветков до полностью сросшихся (рис. 4).



Рис. 4. Различная степень фасциированности цветков *Scilla roseni* C. Koch.

Срастание листочков околоцветника и образование в результате этого полуспайнолепестного околоцветника встречается иногда у *Lilium pulchellum*.

Еще одной интересной формой изменения генеративных частей побега является пролонгация соцветия у видов, в природных условиях не имеющих второго яруса цветков. Пролонгация отмечалась нами у луков *A. angulosum*, *A. stellatum* Fras., *A. kansuense* Rgl., у лилии (*L. dahuricum*). У первых 3 видов во втором ярусе соцветия образуется до 7 цветков, несколько меньших, реже равных по размерам цветкам нижнего яруса. Второй ярус у лилии представлен 2 цветками с 1—2 прицветниками. Цветение у этих цветков сдвинуто на более поздние сроки, в связи с чем плоды во втором ярусе соцветия обычно не образуются. *Allium oleraceum* L. — нормально вивипарный вид, в наших условиях иногда формирует второй ярус луковичек, что в природных условиях у него, как правило, не наблюдается.

У *Ornithogalum schmalhausenii* наблюдалось ветвление соцветия (рис. 5).

В заключение необходимо остановиться на изменении окраски различных органов луковичных растений. Примером изменения окраски околоцветника может служить резкое уменьшение крапчатости листочков околоцветника *Lilium szovitsianum*. У экземпляров этого вида нередко встречаются цветки чисто желтого цвета, совершенно лишенные всяких пятен. Особи *Ornithogalum schmalhausenii* в природе имеют на нижней стороне листочков околоцветника широкую зеленую полосу. В условиях культуры она почти исчезает или разбивается на три тонкие параллельные полоски.

Чаще всего варьирует окраска пыльников. У вполне сформировавшихся цветков одного и того же образца кандыка можно видеть как ярко-желтые, так и темно-фиолетовые пыльники, что отмечено также Л. А. Шавровым (1962б). Пыльники *Lulium szovitsianum* в условиях Сада желтые, а у *L. cernuum* зеленовато-желтые, в то время как на родине у этих видов пыльники соответственно киноварно-красные и сиреневые.

Обобщая приведенные выше факты морфологической изменчивости луковичных растений в условиях Полярно-альпийского ботанического сада, можно отметить следующее.

1. Случаи изменения линейных размеров целых растений и отдельных их органов обычно не выходят за пределы внутривидовой изменчивости этих растений. Случаи гигантизма луковичных редки, равно как и случаи карликовости.

2. У луковичных растений в условиях культуры было отмечено: а) изменение (увеличение, реже уменьшение) числа метамерных частей — листьев, стеблей, листочков околоцветника, тычинок и пестиков; б) изменение формы листьев и листочков околоцветника; в) тератологические изменения генеративных органов — фасциации цветков и плодов, пролонгация соцветий, израстание цветков и т. п.; г) изменение окраски околоцветника и тычинок.

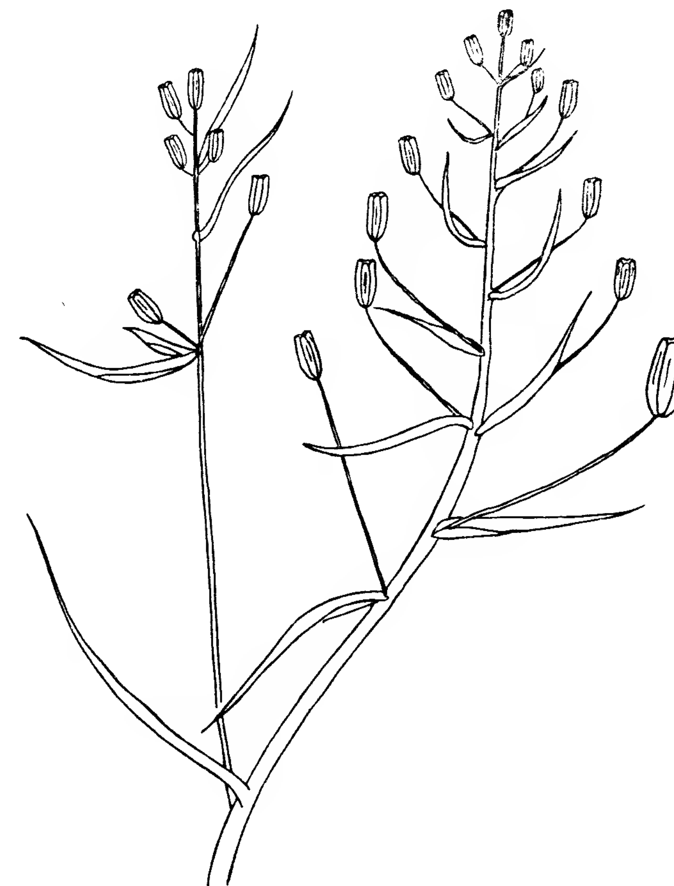


Рис. 5. Ветвление в соцветии *Ornithogalum schmalhausenii* N. Alb.

Использование такой неопределенной изменчивости в дальнейшей селекционной работе и изучение наследуемости особо декоративных изменений поможет создать новые высоко декоративные формы луковичных растений для озеленения северных населенных пунктов.

Литература

Журбицкий З. И. и С. М. Вартапетян. (1956). Влияние летнего полярного дня на ассимиляцию и клубнеобразование у картофеля. Физиолог. раст., 3, 1. — Коровин А. И. (1961). Температура почвы и растение на Севере. — Лучник З. И. (1951). Декоративные растения Горного Алтая. — Самыгин Г. А. (1946). Фотопериодизм растений. Тр. Инст. физиолог. раст. АН СССР, 3, 2. — Сердюков Б. В. (1950). К вопросу акклиматизации и введения в культуру цветочных растений дикой флоры Грузии. Вестн. Тбилисск. бот. сада, 59. — Шавров Л. А. (1958). Некоторые общие морфолого-анатомические черты изменчивости растений при переселении в Полярно-альпийский ботанический сад. ДАН СССР, 122, 2. — Шавров Л. А. (1962а). Тератологические изменения у переселенных в Хибинские горы растений. В сб.: Вопросы ботаники и почвоведения в Мурм. обл. — Шавров Л. А. (1962б). Индивидуальная изменчивость растений под влиянием интродукции. В сб.:

Вопросы ботаники и почвоведения в Мурм. обл. — Шульц Г. Э. (1949). Типы реакций древесных и травянистых растений на непрерывный летний день. — Hardy A. D. (1918). Pentamery in a flower of *Narcissus*. Proc. Bot. Soc. Victoria. New ser. — Rice E. G. a. R. H. Compton. (1950). Wild flowers of the Cape of Good Hope. Kirstenbosch. — Saha S. B. (1961). Fasciation on the flowering scape of *Allium cepa* L. Sci. and Cult., 27, 2.

Полярно-альпийский ботанический сад, г. Кировск Мурманской области.

(Получено 20 I 1964)

УДК 581.441.581.412 (471.323)

М. И. Падеревская

ОСОБЕННОСТИ ПОЧЕК ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ГЕОФИТОВ СТРЕЛЕЦКОЙ СТЕПИ

С 4 рисунками

Слабая изученность биологии почек отмечается многими авторами (см. Серебряков, 1952). Ранее нами была обоснована необходимость такого рода исследований, дана методика изучения и указаны особенности почек растений широколиственного леса и северной степи (Падеревская, 1953, 1957, 1958, 1963).

Среди изученных растений Стрелецкой степи особый интерес представляют геофиты.

К ним относятся горицвет *Adonis vernalis* L., ломонос *Clematis recta* L., чемерица *Veratrum nigrum* L., лук *Allium oleraceum* L., спаржа *Asparagus officinalis* L., ирис *Iris aphylla* L., гиацинтик *Hyacintella leucophaea* Schur.

Н. А. Прозоровский (1940) в своей классификации биологических типов помещает эти растения в различные группы. Указанный ирис попадает в VII группу, которая объединяет растения с многочисленными побегами от корневища и с почками на уровне поверхности земли.

Ломонос, спаржа и горицвет относятся им к VIII группе растений с многочисленными почками, которые большей частью находятся ниже поверхности почвы (на глубине до 11—14 см), а верхние подходят к ней и могут находиться на уровне ее.

Чемерицу, гиацинтик, лук огородный Прозоровский помещает в IX группу растений — с луковицей или с похожими на луковицу почками, расположенными на корневище (чемерица). Верхушка луковицы находится ниже поверхности почвы, на глубине 2—5 см.

Во введении он пишет следующее: большинство степных растений имеет зимующие почки на глубине 1—3 см от земли и лишь незначительное число видов имеет почки на уровне поверхности земли, когда верхушка почек выставляется наружу, а основание скрыто в земле (например, *Pulsatilla patens* [L.] Mill., *Fragaria collina* и др.). Если принимать для подразделения гемикриптофитов и криптофитов глубину, на которой зимуют почки, то разница между ними будет очень неясной. Верхушка луковицы гиацинтика бывает на глубине 1.5 см, луковицы лука огородного обнаруживались или непосредственно под поверхностью земли или на глубине 1—2 см.

По Раункиеру, эти растения принадлежат к криптофитам (геофитам). Однако целый ряд степных растений, которые, по Раункиеру, следовало бы отнести к гемикриптофитам, имеют зимующие почки на такой же глубине (*Centaurea scabiosa*, *Pedicularis comosa*, *Salvia nutans*). Больше того, лук огородный всегда прорастает с осени и зимует, имея под снегом зеленые части; гиацинтик был обнаружен 18 февраля с ростком в 12 мм, верхушка которого была расположена на расстоянии несколько миллиметров от поверхности земли. Таким образом, эти «криптофиты» оказываются менее скрытыми, чем перечисленные выше гемикриптофиты. Ближе к криптофитам такие растения, как *Asparagus officinalis* и *Veratrum nigrum*. Первый вид имеет почки на глубине 6, 8 и 11 см от поверхности земли, на подземном корневище; у второго верхушка почек располагается на глубине 4—5 см от поверхности. Но среди них попадаются экземпляры, имеющие зимующие почки на глубине 2.5 см (Прозоровский, 1940 : 278).

Не анализируя данные Прозоровского и его классификацию, заметим, что ежегодное нормальное развитие гемикриптофитов всегда идет за счет почек, находящихся на уровне земли, и лишь в крайних случаях, в особых условиях, при повреждении почек возобновления, побеги развиваются за счет резервных спящих почек на корневищах и корнях, находящихся глубоко в почве, о чем упоминает автор. При наличии же зеленых листьев у луковичных растений почка возобновления остается глубоко в почве.

В предыдущей статье (Падеревская, 1963) мы отмечали особенности некоторых кустарников, полукустарников и трав Стрелецкой степи. Нами отмечено наличие у всех изученных растений спящих почек, большое количество у них сомкнутых чешуй и меньшее количество, а иногда и отсутствие последних у пазушных почек, сильное опушение почечных чешуй и зачаточных побегов у степных кустарников, некоторых полукустарников и трав, широкая распространенность раскрывания почек, лежащих на уровне поверхности почвы.

Вышеперечисленные геофиты Стрелецкой степи имеют иные особенности почек возобновления.

Почки у горицвета располагаются скрыто, на глубине 2—3 см под поверхностью почвы.

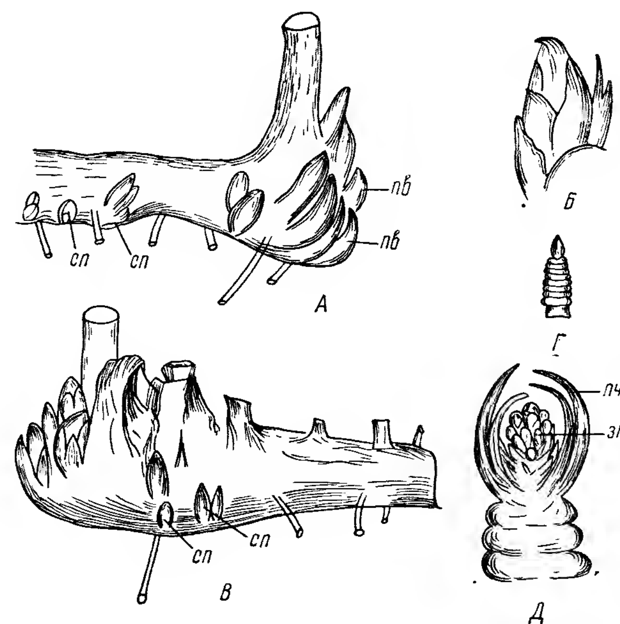


Рис. 1. *Asparagus officinalis* L.

А и *В* — внешний вид корневища (натур. вел.); *Б* — одна из почек возобновления (увел. 4); *Г* — почка после снятия чешуй (увел. 5); *Д* — верхняя часть почки после снятия 20 чешуй (увел. 16); *зп* — зачаточный побег; *сп* — спящая почка; *пч* — почечная чешуя; *пв* — почка возобновления.

Почки у него крупные, до 1 см, овальной формы, белого цвета с 8—9 чешуйками прилистникового происхождения. В августе под покровом чешуй почек у адониса имеется дифференцированный побег. В пазухах чешуй и листьев закладываются почки следующего порядка, количество которых может достигать 7.

У ломоноса *Clematis recta* почки располагаются на глубине до 5 см. Они развиваются на корневище, в основании старого побега. Обычно их 2, размером 3—5 см. Они сочные, мясистые, белые, напоминают собой почки *Paris quadrifolia* L. Почечные чешуйки у ломоноса прикрывают основной дифференцированный побег, в котором можно различить листья, с поверхности покрытые редкими волосками. В пазухе нижних чешуй располагаются боковые почки, достигающие 1—1.5 мм, с совсем недифференцированными листьями. Почечные чешуи ломоноса богаты крахмалом и состоят из паренхимы.

У спаржи *Asparagus officinalis* почки располагаются на глубине нескольких сантиметров, они всегда целиком скрыты в почве (рис. 1). Количество почек значительно больше, чем у вышеописанных растений. У основания прошлогоднего побега число их обычно почти соответствует числу функционировавших осенью побегов (до 7). Почки крупные, размером 1.0—1.5 см.

Наружные чешуи у почек спаржи сухие, желтые; внутренние сочные, белые, с большим количеством крахмала. Количество сухих и сочных чешуй различно. Оно зависит от величины почки. Сухих чешуй насчитывается 10—12, а сочных до 20. Верхние части побегов в почках в пазухах примордиев содержат малодифференцированные бугорки — зачатки побегов, количество которых велико и неопределенно (13 и более). Среди множества почек на корневище боковые — наиболее мелкие.

В нижней части на корневище у спаржи видны маленькие спящие почки с небольшим количеством чешуй и примордиев.

Ирис *Iris aphylla* имеет верхушечную и боковые почки, расположенные на корневище (рис. 2). У абсолютного большинства ирисов многолетняя часть стебля и почки возобновления спрятаны в почве. Глубина погружения различна — от 1—2 до 8—10 см (Родионенко, 1961). Положение верхушечной и боковых почек не равноценно. Верхушечная почка, развиваясь под покровом листьев, находится ближе всего к поверхности почвы. Она защищена остатками листьев вегетативного побега и чешуями — видоизмененными влагалищами листьев побега следующего порядка. В пазухах листьев закладываются боковые почки, которые переходят в состояние сна. Спящие почки располагаются по всему корневищу. Каждая укороченная годичная часть побега имеет свою систему спящих почек.

Чешуи спящих почек состоят из паренхиматической ткани, без каких-либо защитных приспособлений.

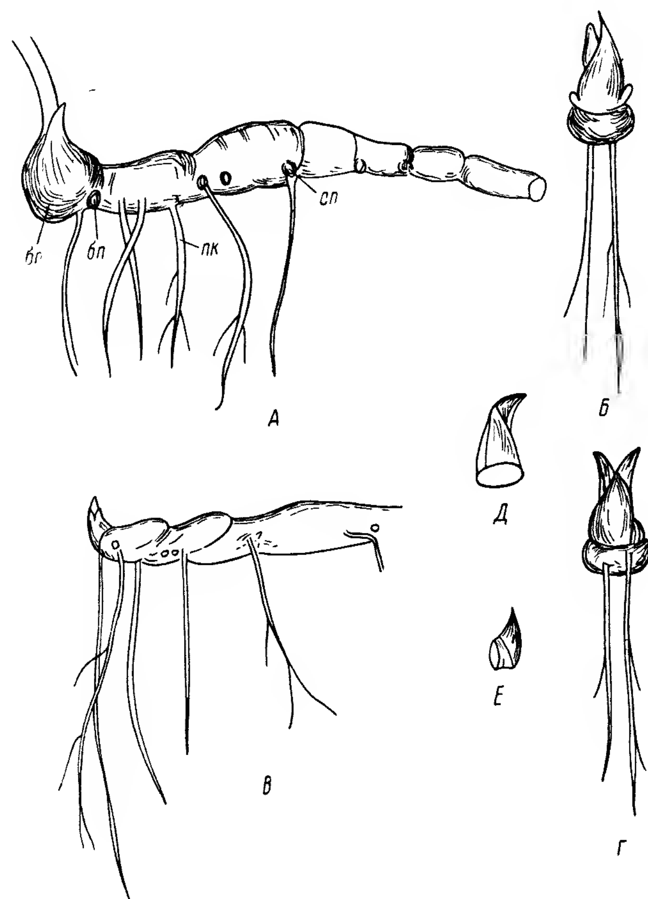


Рис. 2. *Iris aphylla* L. (натур. вел.).

А — внешний вид корневища; *Б* — верхушечная почка после снятия влагалищ листьев; *В* — молодое корневище; *Г* — верхушечная почка после снятий чешуй; *Д* — 1-й лист; *е* — 6-й лист; *бп* — боковая почка; *сп* — спящая почка; *пк* — придаточный корень.

Купена *Polygonum officinale*, иногда встречающаяся в степи, имеет корневище на глубине до 2—3 см. По плану строения корневище купены сходно с корневищем ириса. Возобновление купены идет за счет верхушечной почки, а боковые долгое время остаются спящими. Почечные чешуи купены не опушены и состоят из паренхимы с запасными веществами.

Allium oleraceum L. и *Hyacintella leucophaea* (рис. 3) имеют почки возобновления, скрытые в пазухах листьев луковицы. Листья луковицы можно рассматривать как защитные чешуи, а луковицу — как почку. И в самом деле, луковица, являясь видоизмененным побегом, отличается от почек большинства растений лишь тем, что в чешуях ее в большем количестве откладываются запасные питательные вещества, а в стебле, в отличие от корневищных геофитов, запасов нет. Верхушечная почка у луковичных геофитов дает побег возобновления. Каждый год с осени верхушечная

почка в большинстве луковиц развивается в побег, несущий соцветие. Последнее бывает сформировано почти полностью (вплоть до пыльников и пестиков) в октябре. Сбоку от цветоноса в пазухе последнего листа на оси располагается почка возобновления следующего порядка. Ее защищают многочисленные чешуи из паренхиматической ткани, с большим количеством запасных веществ.

Чемерица *Veratrum nigrum* имеет корневище, погруженное иа глубину 10—12 см (Борисова-Гуленкова, 1960). Почки возобновления на корневище крупные, осенью достигают 6—7 см; их верхушки находятся на глубине 3—5 см от поверхности почвы. Располагаются они у основания генеративного побега (рис. 4). К концу вегетации у почек формируется 4—5 пленчатых листьев, 4—5 зеленых листьев будущего года и 8—10 листовых зачатков нового побега, который будет вегетировать только через год. Зачатки белых мясистых наружных листьев легко отличить от зачатков зеленых, так как последние имеют гофрированные листовые пластинки (Борисова-Гуленкова, 1960). Гофрированные зеленые листья — это листья, которые будут ассимилировать; мясистые — это почечные чешуи, защищающие зачаточный побег. Функцию защиты выполняют в почке не только чешуи, но и влагалища засохших листьев материнского побега.

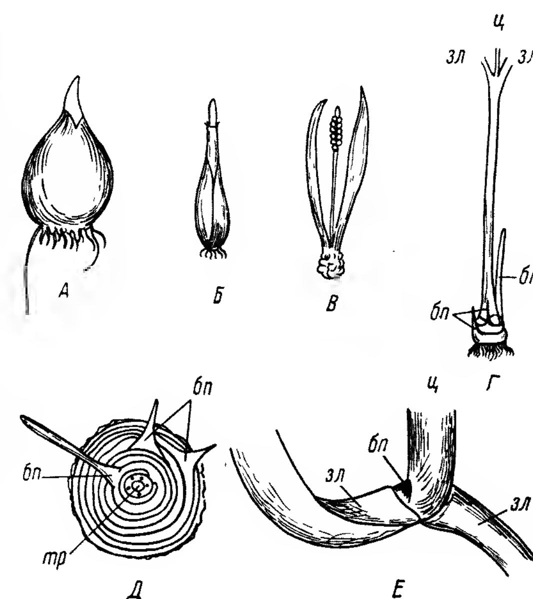


Рис. 3. *Hyacintella leucophaea* Schur.

А — луковица; *Б* — луковица после снятия 6 чешуй; *В* — зачаточный побег с соцветием; *Г* — основание зачаточного побега и пазушные почки (увел. 5.4); *Д* — донце после снятия всех чешуй и зачаточного побега; *Е* — основание цветоноса (увел. 16); *тр* — точка роста; *ц* — цветонос; *зл* — зачатки зеленых ассимилирующих листьев; *бп* — боковая почка.

Все рассмотренные выше растения имеют общие черты в развитии почек возобновления. У них почки погружены в почву и находятся под ее защитой. Эта экологическая особенность дает возможность их объединять, она же обусловливает их общие приспособительные признаки. Почки возобновления изученных геофитов Стрелецкой степи сравнительно крупны (до 1—7 см) и имеют дифференцированный побег, заложившийся летом предшествующего года. В их почках нет опушения ни на побегах, ни на почечных чешуях (исключение представляет лишь ломонос, у которого есть редкие волоски на поверхности листьев зачаточного побега). Почечные чешуи этих геофитов мясистые, с большим количеством запасных питательных веществ. Осенью и зимой почечные чешуи плотно сомкнуты. Лишь у гиацинтика с осени иногда выходит из-под чешуи луковицы зеленый лист. В состояние сна переходят наиболее мелкие почки, они всегда менее дифференцированны.

Вышеотмеченные особенности характерны и для геофитов из дубравного широкотравья (Падеревская, 1953). Знакомство с эфемероидами широколиствен-

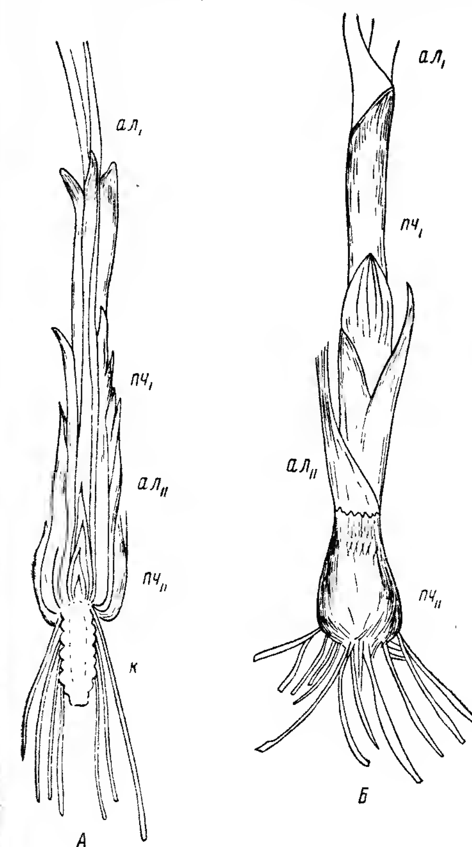


Рис. 4. *Veratrum nigrum* L. (натур. вел.).

А — разрез через развивающуюся почку и корневище; *Б* — внешний вид почки, тронувшейся в рост; $пч_I$ — чешуйчатые листья 1964 г.; $пч_{II}$ — чешуйчатые листья 1963 г.; $ал_1$ — ассимилирующие листья 1964 г.; $ал_{II}$ — ассимилирующие листья 1963 г.; *к* — корневище.

ного леса (Падеревская, неопубликованные данные) показывает, что по защитным приспособлениям их почки также сходны с почками вышеописанных растений.

Отсутствие в почках геофитов Стрелецкой степи и дубрав волосяного покрова на чешуях и зачаточных побегах, отсутствие в них смол, может быть объяснено тем, что все это защитные приспособления от испарения, а последнее не опасно для почек, находящихся под землей в средней полосе СССР, ни в зимний, ни в летний период.

Распространять данные о выявленных особенностях почек геофитов на эту жизненную форму в других широтах вряд ли можно. Есть указания на наличие опушения, слизей и смол в луковицах (Павлов, 1947; Савоськин, 1960). Н. В. Павлов указывает на наличие кожистых волосистых чешуй у тюльпанов *Tulipa alberti*, *T. gregii*, слизей в луковицах *Ungernia severtzovii*. Луковицы *T. alberti* находятся на глубине в 40—50 см от поверхности в щебнистой или каменистой почве.

Условия жизни геофитов пустынь и степей Казахстана отличны от таковых в Средней полосе европейской части СССР. Этим, возможно, объясняется наличие в почках геофитов Казахстана защитных приспособлений в виде волосков и слизей.

Литература

Борисова-Гуленкова М. А. (1960). О биологии чемерицы черной. Бот. журн., 7. — Павлов Н. В. (1947). Растительное сырье Казахстана. — Падеревская М. И. (1953). Биологические особенности почек дуба. Уч. зап. Московск. гос. пед. инст. им. В. И. Ленина, XXIII, 2. — Падеревская М. И. (1957). К биологии спящих почек дуба. Уч. зап. Курск. гос. пед. инст., IV. — Падеревская М. И. (1958). К вопросу о значении почечных чешуй. Уч. зап. Курск. гос. пед. инст., VII. — Падеревская М. И. (1963). Об особенностях почек некоторых растений Стрелецкой степи. Бот. журн., 2. — Прозоровский Н. А. (1940). Наблюдения над осенним и зимним состоянием степных растений. Тр. Центр.-Черноз. заповедн., I. — Родионенко Г. И. (1961). Род ирис — *Iris* L. — Савоськин И. П. (1960). Биологические особенности луковичных геофитов в связи с их экологией в настоящем и в прошлом. Бот. журн., 2. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений.

Курский педагогический институт.

(Получено 30 X 1964).

УДК 577.95 : 581.44 : 582.717.7

В. Л. Витковский

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА *GROSSULARIA* MILL. И *RIBES* L.

С 6 рисунками

Крыжовник *Grossularia* Mill. и смородина *Ribes* L. являются довольно широко распространенными ягодными кустарниками в северных районах СССР. Однако биологические особенности их все еще недостаточно изучены. Так, в литературе слабо освещены строение и жизненный цикл почек этих растений. В связи с этим на Павловской опытной станции Всесоюзного института растениеводства (ВИР) мы изучали динамику роста побегов и строение заложившихся на них почек, а также проследили процесс формирования почек и элементов цветков у ряда видов и сортов крыжовника и смородины. В настоящей статье приводятся некоторые результаты этой работы.

Grossularia Mill. Объектами исследования служили 2 вида и 14 сортов. В зависимости от происхождения сорта были разделены на 2 группы: 1-я группа — сорта, происходящие от европейского вида *G. reclinata* (L.) Mill., var. *vulgare* (Spach) Jancz.: 'Авенариус', 'Английский желтый', 'Английский зеленый', 'Венера', 'Зеленый Кузьмина', 'Сеянец Лефора', 'Триумфальный' и 'Финик зеленый'; 2-я группа — сорта, происходящие от американских видов *G. divaricata* (Dougl.) Cov. a. Britt. и др.: 'Орегон', 'Хутон', 'Черный Негус', 'Мысовский 37', 'Мичуринец' и 'Отличник'.

Известно, что ветви крыжовника живут и плодоносят до 10 лет и более. Однако наиболее продуктивными являются ветви более молодого возраста. Поэтому ежегодно равно весной или осенью производят вырезку старых ветвей крыжовника. На смену им вырастают новые, молодые побеги. Особенности их роста, а также формирующихся на них почек, на протяжении первых 6 лет жизни побегов и были предметом наших исследований.

Было установлено, что у куста крыжовника в базальной части каждого однолетнего побега первого порядка, по спирали, имеется несколько спящих почек.

Это ширококонические, небольшие почки с полусферическими верхушечными конусами нарастания и сильно прижатыми к ним зачатками листьев (рис. 1, *А*).

Скученное расположение почек и переход их в состояние спящих почек объясняется неблагоприятными внешними условиями на начальных этапах роста побегов первого порядка. Превращение их в спящие почки связано и с тем, что они часто развиваются из слаборазвитых пазушных (вторичных, дочерних) конусов нарастания материнской почки, из которой когда-то развился данный побег. Характер закладки этих почек в основании побегов легко проследить, изучая рост побегов второго порядка в первый год их вегетации.

Расположенные под поверхностью почвы (в базальной части ветвей того или иного возраста) спящие почки весной трогаются в рост, начинается внепочечное развитие побегов второго порядка. На первых этапах рост этих побегов проходит медленно при крайне неблагоприятных условиях среды (относительно холодная, влажная почва, нагревающаяся днем и охлаждающаяся ночью). По мере роста побегов, в базальной

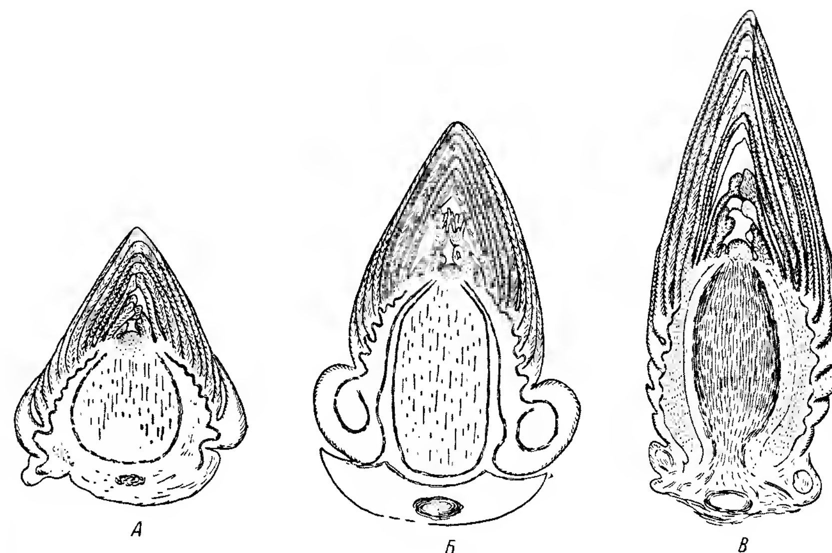


Рис. 1. Строение почек крыжовника.

А — спящая почка; *Б* — вегетативная; *В* — генеративно-вегетативная почка в начале дифференциации верхушечного конуса нарастания в элементы цветков.

их части, в пазухах слаборазвитых листьев, закладываются зачатки пазушных почек. Эти зачатки почек первоначально растут слабо. Постепенно формируясь, они дают начало спящим почкам. Продолжительность периода закладки зачатков спящих почек равна примерно 7—10 дням (это происходит в середине мая). Во второй половине мая растущие побеги второго порядка появляются над поверхностью почвы. В результате в основании каждого побега второго порядка весной первого года его жизни формируется от 3 до 5—8 спящих почек, из которых впоследствии при определенных условиях (обрезка, естественное старение побегов и т. д.) могут развиваться побеги третьего порядка (при достаточной долговечности спящих почек). Однако такие побеги могут вырасти также и из вегетативных почек укоренившихся стеблей куста крыжовника.

В течение 3 лет (1952—1954 гг.) нами в период вегетации ежедекадно проводилось измерение приростов молодых побегов второго порядка у указанных выше видов и сортов крыжовника. Установлено, что надземный рост этих побегов начинается во время массового появления бутонов из почек на годичных побегах плодоносящего куста крыжовника, т. е. за 5—8 дней до начала цветения или через 8—10 дней после полного развертывания пластинок молодых листьев. У сортов, происходящих от американских видов, рост побегов второго порядка начинается на 3—5 дней раньше, чем у сортов, происходящих от европейского вида крыжовника *G. reclinata*, var. *vulgare*.

В течение 1-го месяца побеги второго порядка интенсивно растут. Максимальный их прирост (15—25 см и более) наблюдается в последнюю декаду этого месяца. Период интенсивного внепочечного роста побегов включает несколько (5—8) дней до цветения, время цветения (примерно 15 дней) и начала роста ягод (примерно 10 дней); таким образом, интенсивный рост побегов происходит в период, когда питательные вещества еще не тратятся или только начинают расходоваться на формирование семян. Затем наступает период затухающего роста побегов, который продолжается 2—2.5 месяца во время роста и созревания ягод.

Средняя продолжительность периода внепочечного роста побегов второго порядка у сортов обеих групп равна 90—105 дням в зависимости от их происхождения, агротехники, урожайности и условий среды. Кривые, отражающие прирост этих побегов графически, как правило, имеют одновершинный характер, со смещением вер-

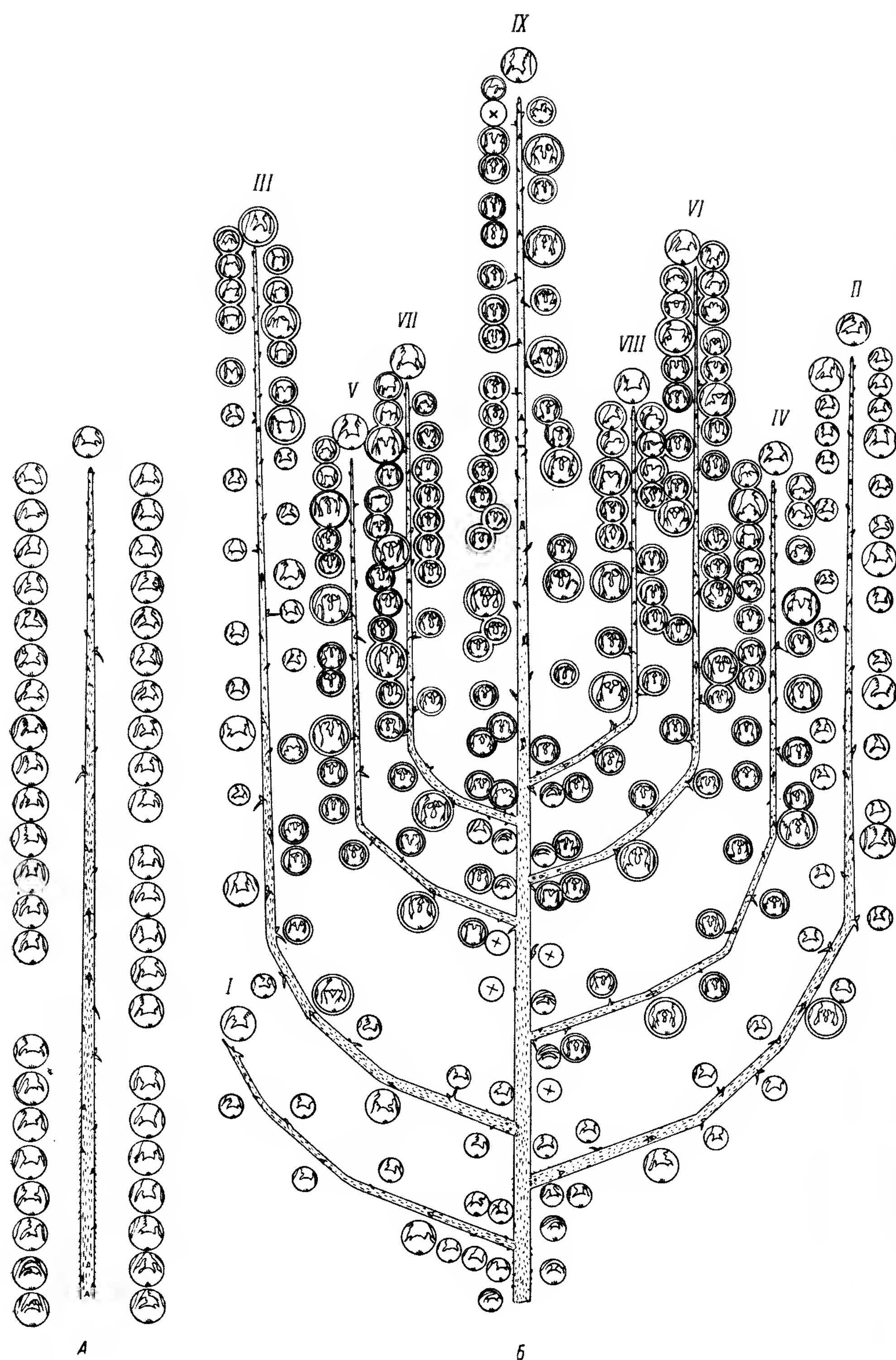


Рис. 2. Строение почек побегов разного возраста у крыжовника, сорта 'Авенариус'.

А — побег второго порядка осенью 1-го года жизни; *Б* — побег второго порядка с побегами третьего порядка (*I—IX*) осенью 2-го года жизни. *Кружками с крестиками* отмечены погибшие почки.

шин на первую треть всего периода роста, т. е. на 1-й месяц этого периода. Средняя длина побегов второго порядка у сортов 1-й группы равна 35—60 см, а сортов 2-й группы — 50—90 см. В течение периода интенсивного внепочечного роста побеги достигают примерно $^2/_3$ своей окончательной длины. Следовательно, продолжительность роста и его интенсивность находятся до известной степени в обратной зависимости — за первую треть периода роста длина побега достигает $^2/_3$ его окончательной длины, а за последние $^2/_3$ периода роста побег вырастает лишь на $^1/_3$ всей его длины. Темпы внепочечного роста побегов выше у сортов, происшедших от американских видов.

Среднее количество почек, закладывающихся в течение 1-го года жизни на побегах второго порядка, у сортов 1-й группы равно 30—40, а у 2-й — 40—50.

В 3-й декаде сентября 1953 г. нами исследовалось строение пазушных почек у однолетнего побега второго порядка сорта 'Авенариус', закончившего рост к 20 августа. Длина побега была равна 78 см. На нем сформировалось 45 почек. Продольные срезы этих почек, начиная от базальной части побега до его вершины, были просмотрены под микроскопом (×90). Все почки оказались вегетативными (рис. 2, *А*). Это подтвердили и визуальные наблюдения над однолетними побегами второго порядка у других сортов крыжовника.

Внешне вегетативная почка по форме приближается к равнобедренному треугольнику с относительно нешироким основанием и вытянутой верхушкой. По бокам нижней части почки имеются 2 довольно крупных бугорка (рис. 1, *Б* внизу). Это сохранившиеся основания черешков мелких засохших листьев. Такие листья формируются по бокам ряда почек. Эти листья хорошо заметны летом, особенно у почек верхней половины побега. К осени они опадают. В основании почки остаются лишь разросшиеся основания их черешков, которые древеснеют и приобретают серовато-коричневую окраску.

На продольном разрезе через вегетативную почку (рис. 1, *Б*) в центре виден полусферический верхушечный конус нарастания. С боков к нему примыкают светло-зеленоватые (почти бесцветные) зачатки листьев, которых обычно 3 (бывает 2—4). Ниже расположены 8—10 кроющих почечных чешуй, наружные части которых серовато-коричневые, а внутренние — беловато-зеленоватые.

Весной 2-го года жизни из вегетативных почек возобновления однолетнего побега второго порядка вырастает от 8 до 15 боковых побегов третьего порядка, т. е. прорастает лишь 20—40% от общего числа заложившихся в 1-м году жизни почек. Рост побегов начинается во 2—3-й декадах мая (в зависимости от внешних условий). У видов (*G. divaricata*, *G. succirubra*, *G. reclinata*) и сортов северного происхождения ('Сеянец Лефора', 'Сеянец Кузьмина', 'Зеленый Кузьмина', 'Отличник' и 'Авенариус') рост этих побегов начинается на 2—5 дней раньше, чем у сортов, происходящих из более южных районов. Боковые побеги третьего порядка начинают развиваться сперва из нижних почек возобновления, затем из средних и верхних. Причем из 3—5 самых нижних спящих почек обычно не образуется побегов. Выше вырастают боковые побеги третьего порядка. Они развиваются не из каждой почки, а через 1, 2, иногда через 3 почки возобновления. 5—8 самых верхних почек возобновления однолетнего побега обычно не прорастают в боковые побеги третьего порядка. Из верхушечной почки вырастает годичный побег третьего порядка.

Обычно из 60—80% пазушных почек однолетнего побега второго порядка не вырастают боковые побеги третьего порядка.

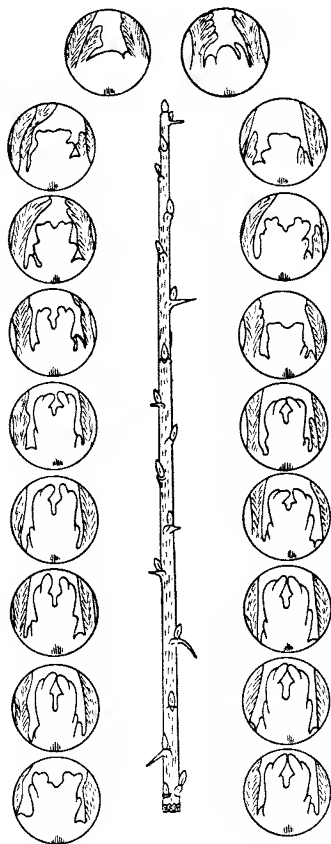
Непроросшие почки возобновления нижней части такого побега в большинстве случаев к осени 2-го года жизни погибают. Реже они, сохраняя жизнеспособность, формируют плодушки с одной почкой или остаются в спящем состоянии. Гибель части нижних почек возобновления мы объясняем слабым проникновением света внутрь куста. Почки средней части однолетнего побега второго порядка чаще превращаются в плодушки с 1—2 почками, реже погибают. Почки верхней части этого побега в большинстве случаев медленно прорастают. В результате слабого внутрипочечного и внепочечного роста образуются плодушки с 1—2 новыми почками.

Побеги третьего порядка, развившиеся из нижних почек побегов второго порядка, к осени достигают длины 70—80 см. На них закладывается от 30 до 45 почек возобновления. Побеги третьего порядка, развившиеся из почек средней части побегов второго порядка, достигают к осени 40—60 см длины, формируя 20—30 почек возобновления. Верхние боковые и вершинный годичные побеги третьего порядка вырастают до 15—30 см; на каждом из них закладывается от 8 до 20 почек возобновления. В среднем в течение 2-го года жизни на побегах второго и третьего порядков формируется от 250 до 350 почек возобновления.

В 3-й декаде сентября 1953 г. нами были просмотрены под микроскопом (×90) продольные срезы 267 почек одного побега второго порядка с 8 боковыми побегами третьего порядка у крыжовника сорта 'Авенариус' (рис. 2, *Б*). Исследование показало, что у 2 нижних боковых побегов третьего порядка все почки возобновления были вегетативными. У 3-го (снизу) побега все почки в его верхней части и единичные в средней части развились в генеративно-вегетативные (16 из 37). У таких почек, кроме зачатков листьев и конусов нарастания зачатков пазушных почек, возникают зачатки цветков из верхушечных конусов нарастания (рис. 1, *В*). На следующем (4-м) побеге, за исключением 3 нижних спящих почек и верхушечной вегетативной, все остальные почки (26) оказались генеративно-вегетативными. У всех остальных, вышерасположенных боковых побегов третьего порядка, кроме верхушечных (вегетативных) почек и 2—3 нижних, спящих (также вегетативных), все почки возобновления

сформировались как генеративно-вегетативные. Всего из 267 исследованных почек, 166, или 62%, были генеративно-вегетативными.

Следовательно, в конце 2-го года жизни в системе побегов второго и третьего порядков большинство почек оказывается генеративно-вегетативными. 2-й год вегетации в жизни таких побегов является как бы переходным к плодоношению; причем генеративно-вегетативные почки преимущественно формируются на побегах третьего порядка, расположенных на средней и верхней частях побега второго порядка. Степень развития бутонов в почках возобновления, расположенных по длине побегов третьего порядка, неодинакова. В почках, расположенных в базальных частях побегов, бутоны более развиты, их структурные элементы более дифференцированы, чем в верхних почках этих побегов. Особенности формирования верхушечных конусов нарастания генеративно-вегетативных почек в элементы цветков у указанных выше видов и сортов крыжовника нами уже освещены в печати (Витковский, 1958).


Рис. 3. Степень развития зачатков цветков в генеративно-вегетативных почках годичного побега крыжовника.

Весной 3-го года жизни почки возобновления в нижней части побега второго порядка обычно не образуют побегов третьего порядка. Они остаются спящими или погибают. Основания спящих почек заметно утолщаются, а вершины их, покрытые почечными чешуями, по форме напоминают притупленные конусы. Почки сохраняются в вегетативном состоянии. Если же нижние почки и прорастают в боковые побеги третьего порядка, то в большинстве случаев эти побеги к осени погибают. Лишь изредка из нижних почек побегов второго порядка в течение 3-го года их жизни вырастают хорошо развитые боковые побеги третьего порядка. Гибнет нередко также и часть вышерасположенных почек возобновления (ближе к середине побега второго порядка). Обычно почки средней и верхней частей побега второго порядка в течение 3-го года его жизни превращаются в плодушки с новыми почками возобновления и лишь изредка они прорастают в боковые вегетативные побеги третьего порядка.

Весной 3-го года жизни побега второго порядка в начале цветения крыжовника (2-я половина мая) на боковых побегах третьего порядка возникают боковые побеги четвертого порядка. Однако развиваются эти побеги не из каждой почки, а лишь из части их, составляющей 20—30% от общего числа почек возобновления.

Число новых побегов четвертого порядка и характер их развития из почек возобновления зависят от положения побега третьего порядка на побеге второго порядка. У нижних побегов третьего порядка новые вегетативные боковые побеги четвертого порядка возникают главным образом из почек, расположенных в их средней и верхней частях. Причем эти побеги также образуются лишь из 20—30% почек. Остальные почки превращаются в плодушки с 1—2 почками. Гибель почек здесь наблюдается очень редко.

На верхушечном побеге третьего порядка из терминальной почки также вырастает побег четвертого порядка; часть пазушных почек (примерно 20%) дает побеги четвертого порядка, остальные 80% почек превращаются в плодушки с 1—2 новыми почками. Гибель почек наблюдается очень редко.

К осени побеги четвертого порядка в нижней части боковых побегов третьего порядка достигают 30—40 см длины, в средней части — 20—30 см и в верхней — 15—30 см длины. На каждом из них закладывается от 12 до 40 почек.

В конце сентября 1953 г. мы просмотрели под микроскопом продольные срезы почек, заложившихся на верхушечном побеге четвертого порядка у сорта 'Авенарпус'. Длина побега составляла 19 см. На нем сформировалось 18 почек. Во всех их, кроме верхушечной почки, были обнаружены зачатки бутонов, степень развития которых уменьшалась от нижних почек к верхним (рис. 3).

На 4-й год жизни трехлетних ветвей крыжовника внепочечный рост новых побегов из терминальных почек верхушечных побегов четвертого порядка происходит одновременно с началом цветения (2-я или 3-я декады мая). У сортов, относящихся ко 2-й группе, рост этих побегов начинается на 1—2 дня позже, чем у сортов 1-й группы. В связи с этим наблюдаются и некоторые различия в характере роста таких побегов.

Интенсивный внепочечный рост верхушечных побегов у сортов обеих групп происходит в течение 2 первых декад. Причем во 2-ю декаду прирост достигает максимума (4—7 см за декаду). Период интенсивного внепочечного роста этих побегов совпадает с периодом цветения. По мере затухания цветения и роста завязавшихся ягод интенсивность роста побегов резко снижается. Более четко эта особенность проявляется у сортов 1-й группы — кривые приростов у них, как правило, имеют одновершинный характер, со смещением этих вершин влево на первую треть периода роста. В характере кривых существенной разницы между сортами не наблюдается. Весь период роста побегов составляет 60—65 дней.

У сортов, относящихся ко 2-й группе, продолжительность внепочечного роста верхушечных побегов равна примерно 90 дням. Наиболее интенсивный рост побегов также приходится на первую треть этого периода. Однако у сортов данной группы период затухающего роста побегов является более длительным. Замедление роста происходит очень постепенно, а рост в целом очень неравномерен. Поэтому кривые, отражающие характер роста побегов, часто имеют двувершинный характер. Однако 1-я (левая) вершина кривой роста всегда выражена более четко. На особенностях роста сортов 2-й группы, по-видимому, сказывается их более южное происхождение, а следовательно, и влияние на рост побегов длинного ленинградского дня.

По нашему мнению, продолжительность периода затухания роста побегов, помимо влияния метеорологических факторов, прежде всего зависит от наличия перераспределения питательных веществ в растении. Как известно, после цветения питательные вещества в растении крыжовника направляются прежде всего на формирование семян и связанный с ними рост ягод. Интенсивность же роста побегов при этом сокращается. Сорта 1-й группы, как правило, имеют более крупные, интенсивно растущие ягоды. Как показали результаты специально проведенного измерения, во время цветения длина завязи от цветоножки до трубки чашечки у них была равна 4—5 мм. Внепочечный рост побегов в это время был интенсивным. Через 10 дней длина завязи увеличилась до 10 мм. Еще через 10 дней она достигла 14—15 мм, а интенсивность роста побегов за это время сократилась почти вдвое. Через месяц, когда диаметр ягод был равен 20—25 мм, рост побегов прекратился.

У сортов 1-й группы годичные побеги, вырастающие из почек верхушечных побегов четвертого порядка, достигают 15—20 см и более. На них закладывается по 12—18 почек. Длина таких же побегов у сортов 2-й группы бывает в 2, а иногда даже в 3 раза большей. Соответственно этому возрастает и количество заложившихся на них почек (до 30—60).

Росту боковых побегов четвертого и пятого порядков присущи те же закономерности, что и росту верхушечных и боковых побегов второго и третьего порядков. При этом по интесивности роста, его продолжительности и величине побегов они занимают промежуточное положение между побегами второго порядка в 1-й год их жизни и верхушечными побегами на 4-й год их жизни. Продолжительность роста боковых побегов четвертого и пятого порядков у сортов 1-й группы составляет 60—80 дней, а у сортов 2-й группы — 80—110 дней. Длина побегов соответственно варьирует от 20 до 45 см и от 25 до 65 см.

Как показали исследования Е. А. Ивановой (1951, 1953), наибольшая часть ягод у крыжовника расположена на однолетних (41%) и двухлетних (32%) частях ветвей. На трехлетних частях расположено 19% ягод,[1] на четырехлетних — 7%, на пятилетних — 1%. На частях ветвей 6 и более лет встречались лишь отдельные ягоды. При этом Иванова показала, что при нормальных условиях развития плодушки сохраняют жизнеспособность и плодоносят до 11—13 лет. Однако разнообразия типов плодушек у крыжовника и причин их образования ни Иванова, ни другие авторы не выявили. Поэтому в конце лета 1952 г. мы изучили побеги разного возраста и установили встречающиеся типы плодушек и подсчитали их количество. Были исследованы ветви четырехлетнего возраста у всех указанных выше сортов. Оказалось, что в зависимости от возраста стеблей встречаются разного типа плодушки:

1) на побегах текущего года формируются лишь одиночные генеративно-вегетативные почки;

2) на стеблях, образовавшихся в предшествующем году (однолетних), встречаются плодушки (укороченные генеративные побеги) с 1, 2, реже с 3 почками возобновления;

3) на стеблях двухлетнего возраста также формируются плодушки с 1, 2, реже 3 почками возобновления; кроме того, встречаются разветвленные плодушки (с 2, реже с 3 укороченными веточками); на каждой укороченной веточке обычно закладывается 1 почка, реже 2 и очень редко 3. Нередко там, где закладываются 2 (или 3) почки, 1 (или 2) бывает недоразвитой (типа спящей);

4) на стеблях трехлетнего возраста формируются те же типы почек, что и на двухлетних (только они на год старше). Часть плодушек иногда разветвляется; получается сложная плодушка с 1, 2, очень редко 3 почками возобновления (из которых 1—2 почки бывают недоразвитыми) на каждой веточке;

5) на стеблях четырехлетнего возраста плодушки встречаются редко, но типы их те же, что и на стеблях трехлетнего возраста.

На растениях крыжовника в учебном хозяйстве Ленинградского сельскохозяйственного института (г. Пушкин) и на бывшей Московской плодово-ягодной опытной станции (ныне Институт садоводства нечерноземной полосы в Московской обл.) мы встречали все разнообразие типов плодушек, с 2—3 почками до 11-летнего возраста. На одной и той же ветви встречались как разветвленные, так и неразветвленные (с терминальной почкой) плодушки. Разветвленные плодушки с 2—3 почками чаще встречаются у сортов, происходящих от американских видов, и реже у сортов, ведущих начало от ев-

[1] Приведенные проценты выражают весовые соотношения ягод на разных частях ветвей.

ропейского вида. 1—2 конуса нарастания дочерних почек одно-, двух- и многолетних плодушек иногда прорастают, образуя вегетативные годичные побеги.

Нами прослежено превращение генеративно-вегетативной почки верхушечного годичного побега в однолетнюю плодушку. Исследования проводились с сентября 1952 г. Под микроскопом (×90) на продольных срезах генеративно-вегетативной почки в центре виден зачаток бутона; по его бокам расположены зачатки листьев, а ниже их почечные чешуи. Зачатков листьев в почке 4, реже 3, почечных чешуй 15—16. В пазухах зачатков листьев у основания бутона и ниже встречаются небольшие меристематические бугорки — зачатки пазушных (дочерних) почек. Они закладываются в пазухе каждого зачатка листа всех генеративно-вегетативных почек годичного побега (рис. 4).

С сентября 1952 г. по март 1953 г. эти зачатки дочерних почек лишь незначительно увеличились в размере. В апреле, когда раздвинулись почечные чешуи и из почек появились листья, начался рост дочерних почек. На конусах нарастания этих почек стали закладываться первичные бугорки, из которых развивались зачатки новых листьев. Так, в пазухах листьев материнской почки начинают формироваться новые почки. Рост этих почек может быть замедленным или ускоренным.

При замедленном типе роста (рис. 5, *I*) деление клеток верхушечного конуса нарастания дочерней почки и рост этих клеток происходят медленно. В течение весны на этом конусе нарастания закладываются первичные бугорки, из которых развиваются зачатки листьев. Часть их превращается в почечные чешуи. В пазухах зачатков листьев закладываются конусы нарастания новых дочерних почек. При упрощенном методе исследования (просмотр свежих почек без фиксации) в весенне-летний период эти конусы нарастания обнаружить очень трудно из-за их незначительного размера. Заметный рост конусов нарастания дочерних почек происходит лишь после дифференциации верхушечного конуса нарастания материнской почки в элементы цветков. Поэтому в генеративно-вегетативных почках зачатки дочерних почек легче обнаружить во 2-й половине лета (рис. 5, *1—9*, *18*).

Рис. 4. Конусы нарастания (отмечены *точками*) в пазухах зачатков листьев генеративно-вегетативных почек годичного побега.

Обычно весной разворачивается 4 листа материнской почки. Листья эти, как правило, не равноценны. 2 из них, расположенные ближе к верхушке конуса нарастания, обычно крупнее, а 2 других — мельче. В пазухе каждого из более крупных листьев всегда формируется по одной дочерней почке. Причем нередки случаи, когда одна из них развивается лучше другой и становится крупнее ее. Чаще более крупная почка формируется в пазухе самого большого листа, но бывают и исключения. В пазухах более мелких листьев образуются дочерние почки меньших размеров. Иногда (особенно в пазухе 4-го листа) они вообще не закладываются. Почки, находящиеся в пазухе 3-го листа, вследствие их недоразвитости, обычно превращаются в спящие.

За период, равный почти 4 месяцам (апрель—июль), дочерняя почка, превращаясь в новую материнскую, вырастает крайне незначительно. Ось почки по сравнению со своим начальным размером увеличивается примерно на 3 мм (если считать от первой нижней почечной чешуи до середины почки, где находится верхушка конуса нарастания). Почечные чешуи старой материнской почки опадают, так что ось вновь образовавшейся плодушки оголяется. В старой материнской почке могут одновременно расти 1, 2 или 3 пазушных конуса нарастания; в связи с этим появляются 1, 2 или 3 дочерних почки. Так происходит образование плодушек с 1, 2 или 3 почками возобновления.

На следующий год почки возобновления однолетних плодушек вновь образуют от 1 до 3 дочерних почек (чаще 1—2). Те однолетние плодушки, на которых в прошлом году было по 2—3 почки, в новом году разветвляются, так что каждая почка формирует новые дочерние почки. Так происходит образование разветвленных плодушек на стеблях двух или более лет. У двухлетних и более старых плодушек особенности развития дочерних почек такие же, что и у однолетних. Чем мощнее куст, тем больше почек (по 2—3) закладывается на каждой плодушке. Теоретически, одна генеративно-вегетативная почка через 2 года может дать плодушки по крайней мере с 9 почками. Но для их развития необходимо создать благоприятные условия питания, освещения и т. п.

При ускоренном типе роста (рис. 5, *II*) деление клеток конуса нарастания дочерней почки и рост их в длину происходят быстро, с апреля по июль из дочерней почки вырастает годичный побег длиною 10—15 см. Весь период роста побегов следует разделить на 2 периода. 1-й — с момента раздвигания почечных чешуй до начала цветения побега. В это время происходит крайне медленный рост конуса нарастания дочерней почки, так как запас питательных веществ в растении расходуется в основном на развертывание и рост листьев, окончательное формирование цветков и т. д. Продолжительность этого периода равна примерно 30 дням, 2-й период — с начала цветения до окончания роста. В это время питательные вещества используются преимущественно на рост годичных побегов, возникающих из конуса нарастания дочерних почек. К тому же вновь образовавшийся листовой аппарат уже нормально функционирует.

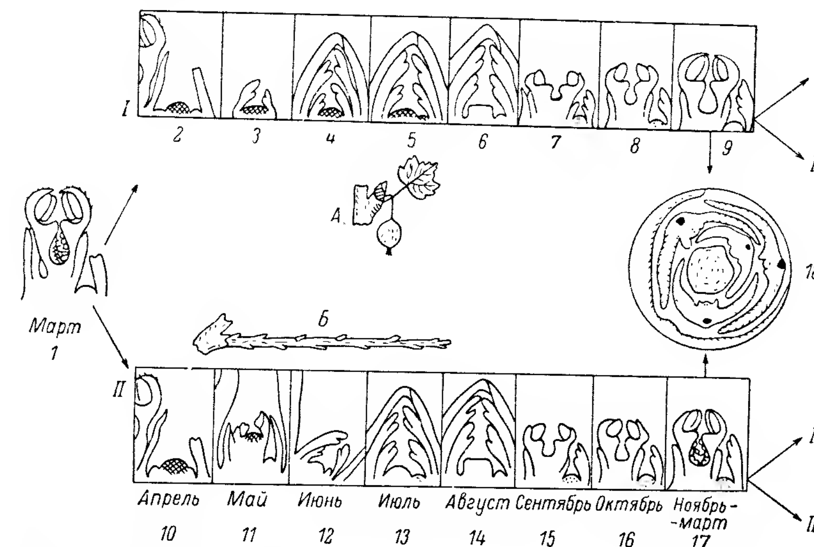


Рис. 5. Схема формирования верхушечного конуса (отмечен *сеткой*) и пазушных конусов нарастания (показаны *точками*) в генеративно-вегетативных почках крыжовника в течение года.

I — замедленный тип формирования почек: *1* — материнская почка с зачатком цветка и пазушным конусом нарастания; *2—5* — формирование дочерней почки плодушки (*А*) из пазушного конуса нарастания материнской почки в апреле—июле, *6—9* — образование зачатков цветков из верхушечного конуса нарастания почки плодушки в течение августа—марта (пазушный конус нарастания остается в вегетативном состоянии). *II* — ускоренный тип формирования почек: *10* — материнская почка с зачатком цветка и пазушным конусом нарастания; *11* — начало развития пазушного конуса в вегетативный годичный побег (*Б*); *12—13* — формирование пазушной почки на годичном побеге; *14—17* — образование зачатков цветков из верхушечного конуса нарастания пазушной почки годичного побега в течение августа—марта; *18* — поперечный срез базальной части генеративно-вегетативной почки; видны зачатки листьев с пазушными конусами нарастания.

Это обычно происходит во 2-й половине мая. Клетки верхушечного конуса нарастания дочерней почки энергично делятся и растут. На нем возникают первичные бугорки, из которых развиваются зачатки листьев. В пазухах этих зачатков закладываются конусы нарастания вновь формирующихся почек. Эти конусы нарастания в свою очередь образуют первичные и вторичные бугорки. Из первичных бугорков возникают зачатки листьев, часть которых превращается в почечные чешуи вновь формирующейся почки. Вторичные же бугорки являются пазушными конусами нарастания этих новых, материнских почек, из которых весной следующего года разовьются дочерние почки (рис. 5, *I*, *10—18*).

Следовательно, пазушные конусы нарастания материнских почек весной становятся верхушечными конусами нарастания растущих побегов, на которых закладываются новые пазушные почки с верхушечными конусами нарастания. При формировании этих почек в пазухах зачатков листьев возникают новые пазушные конусы нарастания. Таким образом, из одной материнской почки вырастает побег, на котором образуется от 8—10 до 15—20 и более почек возобновления. Из 1 материнской почки может развиться не 1, а 2 или даже 3 таких побега примерно с таким же количеством почек возобновления, что иногда и наблюдается. Но, как правило, годичные побеги возникают не из всех материнских почек, а в лучшем случае из 20—30% их. При этом большое значение имеет наличие питательных веществ: при хорошей агротехнике побегов образуется больше, при плохой — меньше.

Исследования показали, что в характере роста годичных побегов на 5-м и на 6-м году жизни ветвей растений крыжовника есть много общего с их развитием в предшествующие годы. Росту побегов в эти годы присущи те же особенности, что и на 4-м году жизни ветвей. Однако интенсивность роста несколько слабее, а его продол-

жительность меньше. Это объясняется, с одной стороны, увеличением возраста ветвей, а с другой — урожайностью, что сдерживает рост побегов.

Ribes L. Ряд вопросов, касающихся строения и жизненного цикла почек черной смородины *Ribes nigrum* L. был изучен на Павловской опытной станции ВИР Г. В. Катрановой (Катранова, 1952; Павлова, 1955). В дополнение к этим исследованиям нами изучено формирование структурных элементов цветков у черной, красной и белой смородины. Результаты этих работ опубликованы (Витковский, 1957).

Стремясь разобраться в особенностях роста побегов и формирования почек, мы в 1959 г. провели специальные исследования над следующими сортами черной и красной смородины, которые различаются по времени созревания плодов — 'Боскопский великан', 'Лия плодородная', 'Голиаф', 'Латурнайс', 'Голландская красная' и 'Варшевича'.

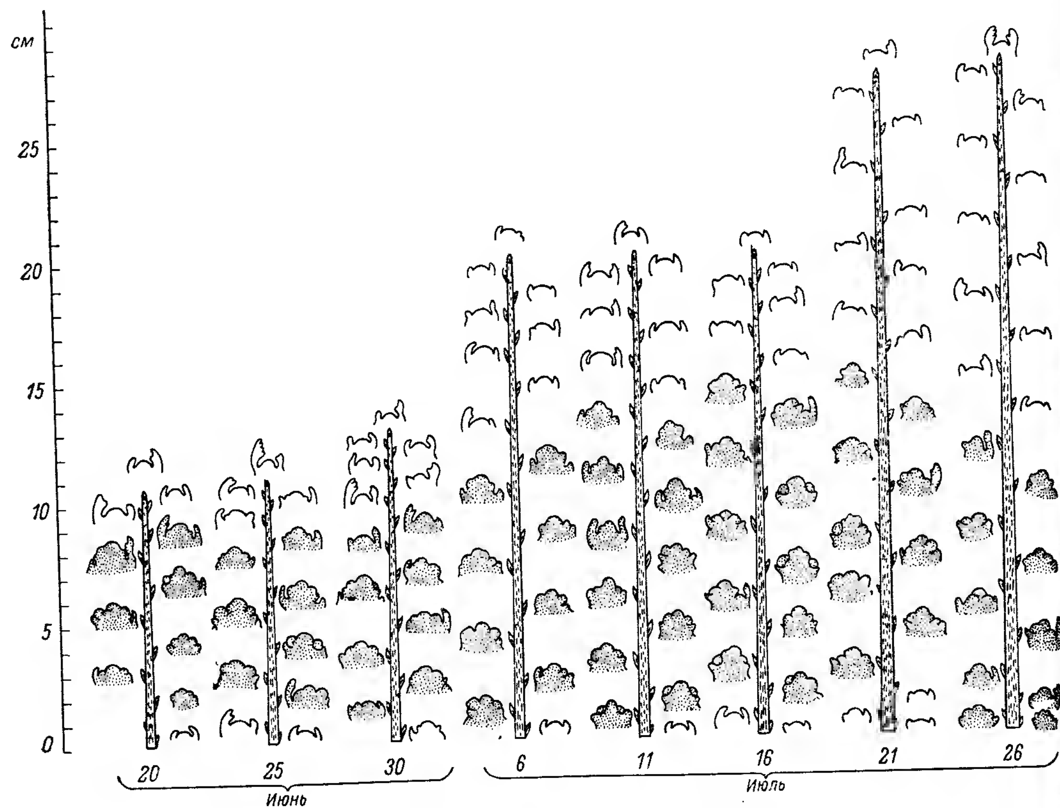


Рис. 6. Степень развития зачатков цветков в почках годичных побегов черной смородины сорта 'Лия плодородная', закончивших рост с 20 июня по 26 июля 1959 г.

У растений подопытных сортов в начале 2-й декады мая было заэтикетировано по 25 годичных побегов, которые начали развиваться из верхушечных вегетативных почек трехлетних ветвей. Измерялась длина растущих побегов и подсчитывалось количество заложившихся на них почек (в пазухе каждого только начинающего развертываться листа уже имеется зачаток формирующейся почки). Измерения и подсчеты проводились через каждые 5 дней, вплоть до окончания роста побегов.

Анализируя результаты измерений и данные фенологических наблюдений, мы установили, что верхушечные почки трогаются в рост перед началом цветения. Оказалось, что у сортов черной смородины в самом начале роста побегов (из верхушечных почек), когда они достигают лишь $^1/_{10}$—$^1/_8$ своей максимальной длины, в пазухах их листьев уже закладывается от четверти до трети общего количества генеративно-вегетативных почек, а у красной смородины даже до половины всех почек (плотность 2—3 шт./см). Причем, 3—4 новые почки формируются из конуса нарастания дочерних почек, заложившихся в пазухах зачатков листьев верхушечных почек еще летом предшествующего года.

Выяснилось, что у исследуемых сортов черной смородины за первую треть (20—25 дней) периода роста годичных побегов, а у сортов красной смородины за первую четверть (10 дней) этого периода закладывается и формируется в среднем половина всего количества почек. Эти периоды совпадают со временем цветения растений и началом роста ягод. К концу первой трети периода роста годичные побеги достигают примерно $^2/_5$ своей максимальной длины.

Во вторую треть периода роста побегов они вырастают еще примерно на половину их максимальной длины и закладывается еще до 40% почек. Относительная длина междоузлий при этом возрастает, а плотность расположения почек на единицу их длины снижается (меньше 1 шт./см). Видимо, процессы деления и растяжения клеток, обусловливающие удлинение побегов, преобладают над процессами закладки конусов нарастания в пазухах вновь формирующихся зачатков листьев на растущих верхушках годичных побегов.

В течение последней трети периода роста годичных побегов закладывается и вырастает примерно десятая часть общего количества почек. Длина побегов также возрастает приблизительно на одну десятую от ее максимальной величины. Происходит затухание процессов роста годичных побегов и образования почек возобновления.

Примерно аналогичная картина, но в течение более короткого времени, наблюдается и при росте годичных побегов, и закладке пазушных почек возобновления у сортов красной смородины.

Чтобы вскрыть причины различий в темпе дифференциации верхушечных конусов нарастания в зачатки цветков у генеративно-вегетативных почек в зависимости от их местоположения по длине годичных побегов, необходимо было также выявить сроки начала этого процесса у различных почек.

Более подробно исследование этого вопроса было проведено на растениях сорта 'Лия плодородная'. Продольные срезы почек просматривались без предварительной фиксации под микроскопом (×80). Превращение конусов нарастания в зачатки цветков у этого сорта началось в первых числах августа. По данным на 6 августа этот процесс наблюдался у 30% пазушных почек в нижней трети годичных побегов. На 14 августа зачатки цветков были обнаружены у 50% почек, расположенных в основном в нижней и средней частях этих побегов. При просмотре 18 августа уже во всех почках верхушечные конусы нарастания стали видоизменяться в зачатки цветков. Причем, у почек нижней части побегов уже началась 2-я фаза дифференциации — фаза образования «цилиндров» (Витковский, 1957).

Одновременно у того же сорта были проведены исследования зависимости между началом образования цветков в почках и временем окончания роста годичных побегов. С этой целью было изучено 8 годичных побегов, окончивших рост в период с 20 июня по 26 июля. На них заложилось от 12 до 21 генеративно-вегетативной почки (рис. 6). При одновременном просмотре под микроскопом всех почек с этих побегов (14 августа) оказалось, что от 43 до 58% почек, сформировавшихся в нижних и средних частях всех этих побегов, образовали зачатки цветков (самые нижние почки — 1-я, 2-я, 3-я, очень мелкие и, как правило, их конусы нарастания остаются в вегетативном состоянии). В основном это были почки, образовавшиеся из пазушных конусов нарастания, заложенных летом предшествующего года и весной в год проведения опыта, на первых этапах роста годичных побегов. Установлено, что в среднем 8 почек на побегах было уже 30 мая, 9 почек — 4 июня, 11 почек — 9 июня.

Итак, во времени окончания роста годичных побегов имелись существенные различия (до 35 дней). Но, несмотря на это, различия в количестве почек (7—10 шт.), дифференцировавшихся в элементы цветков, в их местоположении на побеге (нижняя и средняя части побегов) и в сроках закладки (конец мая—начало июня), оказались незначительными. Таким образом, срок окончания роста верхушечных побегов, если куст черной смородины хорошо развит, не играет большой роли в определении времени начала превращения конусов нарастания генеративно-вегетативных почек в зачатки цветков. Ведущим фактором в это процессе является время закладки генеративно-вегетативных почек на годичных побегах.

Проведенные исследования позволяют сделать следующие выводы.

1. Рост побегов у сортов крыжовника и смородины начинается перед цветением, раньше — у побегов второго порядка и позже — у побегов высших порядков. Интенсивный рост побегов второго и последующих порядков наблюдается в течение первой трети всего периода их роста, охватывая время цветения и начала образования ягод. В течение этого периода закладывается примерно половина всего количества почек на побегах. С увеличением размеров ягод интенсивность роста побегов уменьшается. Период затухающего роста охватывает последние две трети всего периода роста годичных побегов. Рост верхушечных и боковых побегов высших порядков заканчивается за 10—30 дней до начала созревания ягод (в зависимости от возраста ветвей куста), а рост побегов второго порядка — к концу созревания ягод и позже. На рост побегов большое влияние оказывают агротехника, размер урожая ягод и внешние условия. Кривые прироста годичных побегов являются одновершинными, со смещением вершины на первую треть всего периода роста. Максимальный прирост наблюдается в последнюю декаду этой трети периода.

2. Срок окончания роста побегов не оказывает существенного влияния на начало и темп формирования зачатков бутонов в генеративно-вегетативных почках. Главное значение в этом отношении имеет возраст почек — время их закладки и продолжительность формирования.

3. В каждой генеративно-вегетативной почке крыжовника и смородины развивается 3—4 зачатка листа, в пазухах которых закладываются конусы нарастания дочерних почек. Формирование этих почек происходит весной следующего года. В зависимости от применяемой агротехники и условий среды, из каждой генеративно-вегетативной почки могут развиваться от 1 до 3—4 дочерних почек и 1—2 годичных побега, что свидетельствует о высокой продуктивности ягодных кустарников. На стеблях разного возраста встречаются как простые, так и сложно-разветвленные плодушки

с 1—2, реже 3 почками. Плодушки смородины менее долговечны, чем у крыжовника.

Пользуюсь случаем выразить свою глубокую благодарность доктору биологических наук Н. М. Павловой за руководство работой и ценные советы.

Литература

Витковский В. Л. (1957). Дифференциация конусов нарастания и развития частей цветков в смешанных почках смородины. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 30, 3. — Витковский В. Л. (1958). Развитие элементов цветка у *Grossularia* Mill. Бот. журн., 2. — Витковский В. Л. (1963). Строение и жизненный цикл почек сеянцев и саженцев *Grossularia* Mill. Бот. журн., 9. — Жуковский П. М. (1949). Ботаника. — Иванова Е. А. (1951). К вопросу формирования взрослого куста крыжовника. В кн.: Вопросы селекции и агротехники плодово-ягодных культур. — Иванова Е. А. (1953). Приемы обрезки и формирования крыжовника. В кн.: Плодовые и ягодные культуры. — Катранова Г. В. (1952). Изучение биологии плодоношения черной смородины с целью повышения ее урожайности. Автореф. диссерт., ВИР, Л. — Павлова Н. М. (1955). Черная смородина.

Всесоюзный научно-исследовательский институт растениеводства, Ленинград.

(Получено 23 VII 1964).

УДК 581.135.4 : 581.8 (571.66)

О. А. Зауралов и С. А. Суворова

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТОЕНИЕ НЕКТАРНИКОВ ГРЕЧИХИ (*FAGOPYRUM SAGITTATUM* GILIB.), ВАТОЧНИКА (*ASCLEPIAS CORNUTI* DECNE.) И ТЫКВЫ (*CUCURBITA PEPO* L.)

С 4 рисунками

Внутрицветковые нектарники часто морфологически обособлены; они могут иметь различную форму и располагаться на разных органах цветка.

Морфологические особенности нектарников многих растений достаточно хорошо известны (Руцкий, 1951; Иванова и Аветисян, 1953; Карташева, 1960; Кулиев, 1960; Тутаюк, 1961). Имеются данные об их эволюции и систематическом значении (Daumann, 1935; Иванова А. К., 1948; Иванова А. В., 1953; Roth, 1954; Саркисова, 1957; Карташева, 1961). Значительно меньше сведений об анатомическом строении и характере тканей этих органов, хотя подобные данные необходимы для выяснения их функции. Большинство авторов дает схематический, обобщенный обзор их строения (Haberlandt, 1924; Кулиев, 1960) или подробно описывает строение нектарников тропических и субтропических растений, чуждых нашей флоре (Cook, 1923; Cammerloher, 1929; Müller, 1929; Fahn, 1952). Между тем строение нектарников различных растений может иметь свои особенности, обусловленные как их положением в системе растительного мира, так и экологическими факторами.

Анатомии нектарников отечественных растений посвящено несколько исследований. М. М. Иванова-Паройская (1951) изучала строение волосков нектарников различных сортов хлопчатника; эта работа имеет в основном систематическое значение. М. М. Саркисова (1955) наблюдала изменение их строения и функции в связи с развитием цветка. А. М. Кулиев (1959, 1960) описал морфолого-анатомическое строение нектарников большого числа видов растений Азербайджана, главным образом древесных и кустарниковых. Во многих случаях эти описания схематичны, неполны и касаются лишь характера клеток верхней ткани; представить строение нектарников по таким описаниям невозможно. Снабжение нектарников проводящими пучками в работах Кулиева почти не затронуто.

В отечественной литературе данные об иннервации нектарников вообще очень скудны, хотя эти сведения важны для выяснения механизма процесса секреции. Известно несколько исследований зарубежных авторов по этому вопросу (Arber, 1936; Frei, 1955; Frey-Wyssling, 1955).

Ввиду недостаточности литературных данных мы исследовали строение нектарников гречихи *Fagopyrum sagittatum* Gilib. (сорт 'Богатырь'), ваточника *Asclepias cornuti* Decne. и тыквы *Cucurbita pepo* L. (сорт 'Алтайская 47'). Растения выращивались на коллекционном участке научно-исследовательского Института пчеловодства (Рязанская обл.). Сбор и фиксация материала проводилась в июле—августе 1963 г. В утренние часы собирались раскрытые, вполне развитые секретирующие цветки. Собранный материал фиксировали хромовой смесью по Навашину, заливали парафином и резали на микротоме (см. Прозина, 1960). Срезы окрашивались железным гематоксилином по Гурвичу или фуксином (см. Роскин и Левинсон, 1957) и заливались полистиролом для получения постоянных препаратов. Срезы фотографировались на установке МНФ-3. Кроме того, под микроскопом делали рисунки характерных участков тканей. Величину клеток измеряли окуляр-микрометром. Каждая величина является средней из 50—60 измерений, сделанных на нескольких препаратах.

Гречиха

Морфология и анатомическое строение нектарников гречихи описаны Кулиевым (1960), однако недостаточно полно и не всегда точно.

В цветке гречихи находится 8 нектарников, которые расположены на цветоложе и чередуются с тычинками. Они имеют вид округлых, крючковато загнутых вниз бугорков желто-зеленого цвета диаметром 0.1—0.2 мм. Размеры нектарников колеблются, видимо, в зависимости от величины цветков, которая к концу фазы цветения становится значительно меньше.

Нектарники не имеют собственных проводящих пучков и снабжаются питательными веществами и водой за счет пучков, подходящих к другим частям цветка — завязи, тычинкам, лепесткам. Проходящие здесь пучки содержат элементы флоэмы и ксилемы.

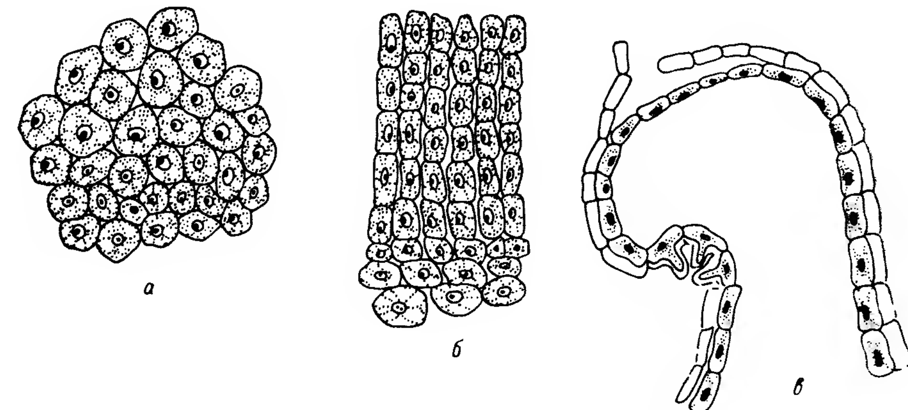


Рис. 1. Строение тканей нектарника гречихи.

а — секреторная ткань; *б* — паренхимная ткань; *в* — эпидермис с кутикулой.

Бугорки нектарников примерно наполовину состоят из секреторной ткани (верхняя часть), наполовину из паренхимы, которая достаточно резко отличается от паренхимы цветоложа. Нектароносная ткань имеет типичное строение. Клетки ее мелкие — 13—16 μ в диаметре, изодиаметричные, многогранные (рис. 1, *а*). Они плотно прилегают друг к другу, почти не образуя межклетников. Оболочки клеток тонкие. Содержимое состоит из зернистой протоплазмы и крупных ядер. Клетки нижележащей паренхимы имеют несколько вытянутую форму (рис. 1, *б*). Эта ткань упирается нижним концом в паренхиму цветоложа.

Весь нектарник покрыт эпидермисом (рис. 1, *в*). Эпидермальные клетки имеют несколько округлую форму, длина их в 1.5—2 раза превышает ширину. В зависимости от расположения величина их значительно изменяется, увеличиваясь от вершины к основанию нектарника от 17 до 45 μ. Эпидермальные клетки сравнительно бедны протоплазмой, имеют небольшое ядро и крупную вакуолю, которая оттесняет ядро и протоплазму к периферии клетки. Эпидермис покрыт толстым слоем кутикулы, которая кажется состоящей из отдельных члеников, прилегающих друг к другу. Причина этого явления неясна. П. М. Жуковский (1964) указывает, что кутикула может быть как гладкой, так и трещиноватой; но имеется и предположение (Wrischer, 1961—1962), что расчленение кутикулы обусловлено разрушением ее при резке. Так как величина и расположение члеников кутикулы соответствуют размерам и границам клеток эпидермиса, первое объяснение представляется нам более вероятным. В верхней части нектарника кутикула обычно несколько приподнята, здесь часто наблюдаются разрывы ее, через которые возможно выделение нектара. Подобное явление уже отмечалось (Schwendt, 1907; Frey-Wyssling, 1935; Wrischer, 1961—1962).

Таким образом, нами установлено наличие кутикулы в нектарниках гречихи. Наши наблюдения не подтвердили данных о том, что наружные клетки нектарника в 3—5 раз более вытянуты, чем внутренние. Клетки всех тканей нектарника гречихи, хотя несколько и отличаются по длине, примерно изодиаметрические или во всяком случае длина клеток никогда не превышает ширину более чем в 2 раза.

Ваточник

Нектарники этого растения представляют собой слегка изогнутые конусы-рожки (рис. 2, *а*), достигающие в длину 5 мм; они расположены радиально на наружной стороне тычинок (Руцкий, 1951). Нектарники только что раскрывшихся цветков окра-

шены в розовато-лиловый цвет, при старении переходящий в зеленовато-желтый. Внутри нектарника имеется выдающийся наружу вырост, напоминающий по форме рожок, который является приспособлением для удержания нектара. Основание внутреннего рожка значительно расширено и занимает большую часть полости нектарника. Наружная часть его несколько загнута внутрь цветка.

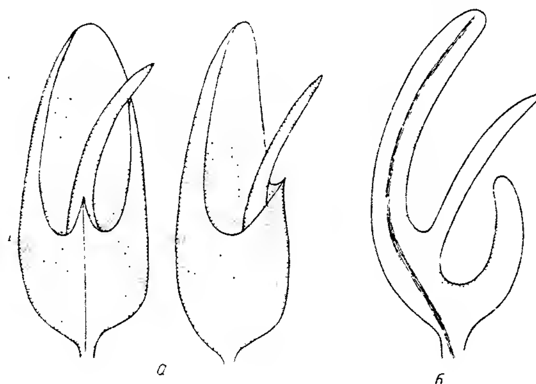


Рис. 2. Нектарники ваточника.

а — внешний вид; *б* — схема расположения тканей в нектарнике; секреторная ткань показана *пунктиром*, проводящий пучок — *штрихами*.

Поверхность нектарника, очень ровная и гладкая, сплошь покрыта толстым слоем кутикулы (рис. 3, *а*). Под ней лежит эпидермис, который представлен довольно крупными тонкостенными клетками размером (в среднем) 49×34 μ. Они несколько вытянуты в радиальном направлении. Клетки эпидермиса имеют крупные ядра и мелкие вакуоли, равномерно распределенные в протоплазме.

Нектарник снабжен одним хорошо развитым проводящим пучком (рис. 2, *б*), который проходит от его основания к вершине, где и заканчивается. Никаких ответвлений он не имеет, однако, проходя в непосредственной близости от секреторной ткани, хорошо снабжает ее пластическими веществами. Проводящий пучок содержит элементы флоэмы и ксилемы. Ксилема представлена спиральными сосудами и ксилемной паренхимой. Из элементов флоэмы обнаружена флоэмная паренхима, ситовидные трубки и клетки-спутники.

Большая часть нектарника состоит из рыхло расположенных паренхимных клеток, образующих сетчатую структуру (рис. 3, *в*). Клетки этой ткани имеют неправильную форму, несколько вытянуты в длину, довольно крупные. Для нее характерны очень крупные округлые межклетники, достигающие 120 μ в длину. Ближе к эпидермису

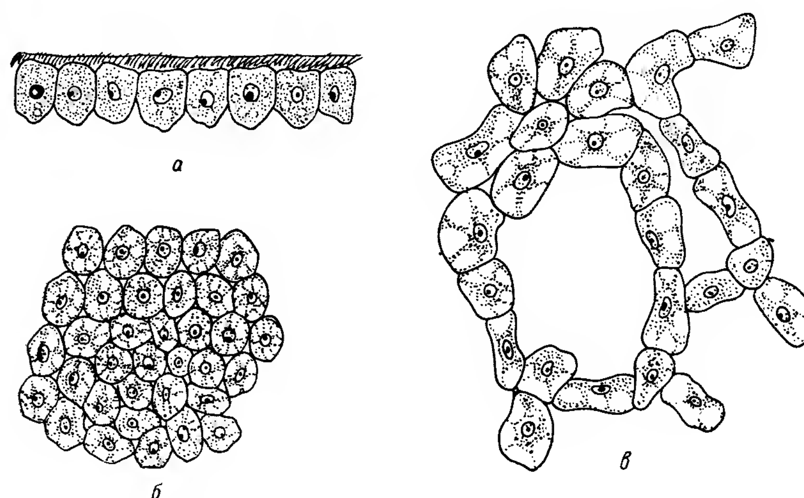


Рис. 3. Строение тканей нектарников ваточника.

а — эпидермис с кутикулой; *б* — секреторная ткань; *в* — межклетники в паренхимной ткани.

клетки паренхимы округляются, мельчают, межклетники становятся также более мелкими, сама ткань уплотняется.

В нижней части нектарника вокруг основания рожка расположена секреторная ткань (рис. 2, *б*). Она находится в непосредственной близости к проводящему пучку, который, однако, не проникает в нее. Клетки этой ткани (рис. 3, *б*) изодиаметрические, величиной в среднем 34 μ. Они имеют тонкие стенки, крупные ядра и наполнены зернистой протоплазмой. Секреторная ткань покрыта, как и весь нектарник, эпидермисом и кутикулой.

Таким образом, нектароносная ткань ваточника образует кольцо в основании внутренней полости нектарника. Указание Кулиева (1960) о том, что она простирается

от основания пыльников до нижнего края верхушек рылец, следует считать ошибочным. Нами не обнаружено также щелей в кутикуле над секреторными клетками; поэтому мы полагаем, что секреция осуществляется через эпидермис и кутикулу.

Тыква

Беглое описание нектарников тыквы можно найти у Кулиева (1960). Довольно хорошо описаны они Куком (Cook, 1923), однако он исследовал только мужские цветки.

По нашим наблюдениям, нектарники тыквы представляют собой крупные бокаловидные образования на цветоложе. Цвет их густо оранжево-желтый. В мужских цветках они ограничены со стороны венчика тычинками и покрыты сросшимися нитями тычинок, которые образуют плотную колонку. В только что раскрывшихся цветках нектарники сверху часто совершенно скрыты, в более старых цветках доступ к ним возможен через отверстия в основании колонки тычиночных нитей. В женских

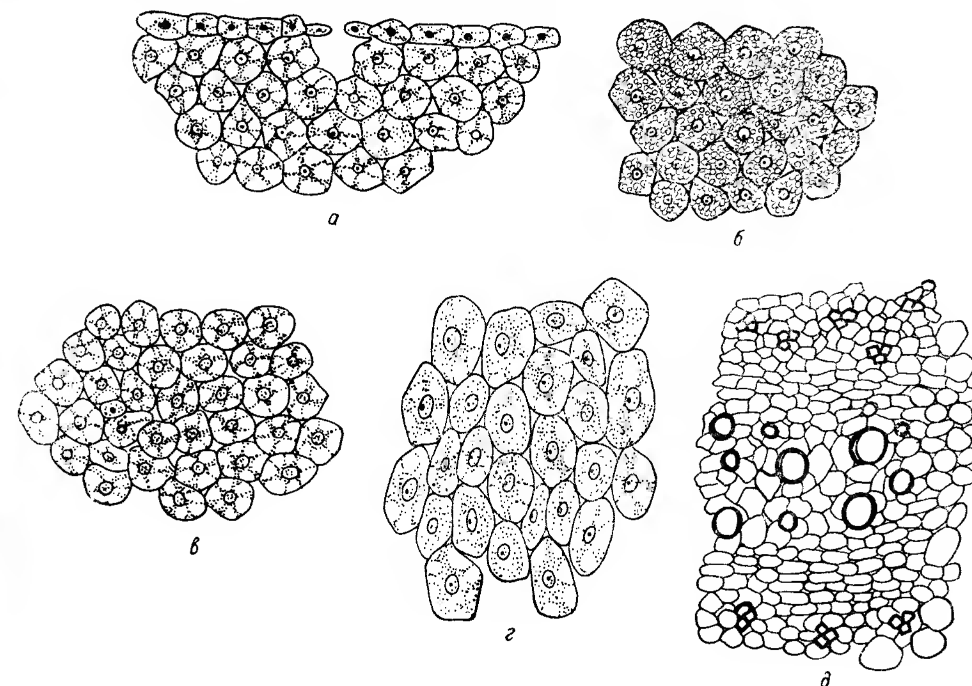


Рис. 4. Строение тканей нектарников тыквы.

а — эпидермис с устьицем; *б* — секреторная ткань из клеток, богатых протоплазмой с мелкими вакуолями; *в* — секреторная ткань с крупными вакуолями; *г* — паренхимная ткань нижней части нектарника; *д* — поперечный разрез проводящего пучка.

цветках нектарники открыты и также в виде чаши простираются от столбика до основания венчика. Наши наблюдения согласуются с имеющимся описанием нектарников *Cucurbita pepo* (Ifteni, 1963). Величина нектарников значительно больше, чем указывает Кук (Cook, 1923). Диаметр их в мужских цветках составляет 10—12 мм, в женских — 18—20 мм. Часто нектарники особенно женских цветков имеют трехлопастную форму, соответствующую трехлопастному строению завязи и плода тыквенных.

Уже беглый взгляд на продольный разрез нектарника позволяет заметить ясную дифференциацию тканей. Сверху нектарник покрыт эпидермисом, за которым следует слой секреторной ткани, отличающейся более плотным строением и яркой оранжевой окраской. Далее идет слой не столь плотной и менее ярко окрашенной паренхимной ткани, переходящей в паренхиму цветоложа. Нектарник обильно снабжен сосудистыми пучками, которые, выходя из цветоложа, разветвляются в нем.

Эпидермис нектарников (рис. 4, *а*) состоит из мелких клеток, которые содержат много протоплазмы, крупные ядра и большое количество вакуолей. В эпидермальном слое встречаются устьица, однако число их сравнительно невелико —70—75 на 1 кв. мм поверхности нектарника. По Генкелю и Кудряшовой (1952), на ту же площадь листа приходится в среднем около 300 устьиц. По всей поверхности нектарника устьица расположены равномерно. Строение их напоминает устьица листа: они имеют 2 замыкающие клетки и расположенную под ними полость, которая находится в толще секреторной ткани.

Секреторная ткань, расположенная под эпидермисом, состоит из 4-, 8-гранных клеток, имеющих более или менее округлую форму. Клетки расположены плотно, почти без межклетников. Величина их небольшая и колеблется в пределах 19—24 μ. Эта ткань неоднородна, а имеет 2 разновидности. Клетки первой (рис. 4, *б*) с крупными ядрами и наполнены протоплазмой с очень мелкими вакуолями. Клетки второй разновидности секреторной ткани (рис. 4, *в*) также содержат крупные ядра, но основная часть их объема занята крупными вакуолями, между которыми расположена цитоплазма. Вакуоли в клетках железистой ткани были уже описаны (Wrischer, 1961—1962). Подобные различия между клетками секреторной ткани замечены нами только у тыквы. Интересно отметить, что расположение этих двух типов секреторной ткани по крайней мере в женских цветках вполне определенное: богатые протоплазмой клетки с мелкими вакуолями находятся на выступающих лопастях нектарников. Вся же остальная поверхность занята клетками с крупными вакуолями.

Непосредственно под секреторной расположена паренхимная ткань, которая также имеет плотное строение и лишена межклетников (рис. 4, *г*).

Клетки с тонкими стенками наполнены протоплазмой с небольшими вакуолями. Они крупнее, чем клетки секреторной ткани, размер их колеблется в пределах 30—40 μ. Ниже клетки паренхимы, сохраняя такое же строение, становятся более крупными — размером 60—76 μ.

Проводящие пучки нектарника, как уже упоминалось, очень обильны. Они пронизывают ткани его во всех направлениях, так что почти на каждом срезе можно видеть продольные и поперечные разрезы пучков. Такая богатая иннервация с наличием большого количества вертикальных и тангентальных пучков наблюдается и в завязи тыквы (Матиенко, 1957). Пучки глубоко проникают даже в секреторную ткань, что наблюдается сравнительно редко, в большинстве случаев они заканчиваются в паренхимной ткани. Пучки содержат ситовидные трубки, клетки-спутники и значительные по величине спиральные сосуды. Весьма любопытно, что пучки, проходящие в нектарниках, являются биколлатеральными (рис. 4, *д*). Такое строение пучков характерно для некоторых растений, в том числе и для тыквы (Генкель и Кудряшова, 1952). Эта характерная черта проявляется не только в стеблях и листьях, но и в нектарниках. Особенности строения проводящих пучков в цветках тыквы отмечены также Б. Т. Матиенко (1957).

Изучение нектарников гречихи ваточника и тыквы показывает, что анатомическое строение нектарников, очевидно, может быть столь же различным, как разнообразна их форма.

Литература

Генкель П. А. и Л. В. Кудряшева. (1952). Ботаника. — Жуковский П. М. (1964). Ботаника. — Иванова А. В. (1953). О нектарниках лютиковых. Изв. АН АрмССР, 6, 4. — Иванова А. В. и Е. М. Аветисян. (1953). О нектарниках и микроспорах семейства барбарисовых. Изв. АН АрмССР, 6, 9. — Иванова А. К. (1948). К эволюции нектарников у актиноморфных лютиковых. ДАН АрмССР, 9, 5. — Иванова-Паройская М. М. (1951). Значение строения нектарников хлопчатника для систематики. ДАН УзССР, 5. — Карташева Н. Н. (1960). Некоторые данные по морфологии цветка губоцветных (*Labiatae*). Бот. журн., 1. — Карташева Н. Н. (1961). О возникновении нектарников в процессе олигомеризации частей цветка. Морфогенез растений. Тр. совещ., 2. — Кулиев А. М. (1959). Строение нектарников и процесс нектаровыделения у некоторых цветковых растений. Пчеловодство, 12. — Кулиев А. М. (1960). Морфологическая эволюция нектарников у покрытосеменных растений. — Матиенко Б. Т. (1957). Об анатомо-морфологической природе цветка и плода тыквенных. Тр. БИНа, сер. VII, Морфология и анатомия растений, 4. — Прозина М. Н. (1960). Ботаническая микротехника. — Роскин Г. И. и Л. Б. Левинсон. (1957). Микроскопическая техника. — Руцкий И. А. (1951). Приспособительная роль нектарников и нектароносность ваточника (*Asclepias cornuti* Decsn.). Бюлл. Общ. естествоиспыт. при Воронежск. гос. унив., 7. — Саркисова М. М. (1955). Природа нектарников и процесс нектаровыделения у хлопчатника. Тр. Азерб. СХИ, 2. — Саркисова М. М. (1957). Природа нектарников и процесс нектаровыделения у плодовых культур. Тр. Азерб. СХИ, 4. — Тутаюк В. Х. (1961). Морфогенез нектарников покрытосемянных. Морфогенез растений. Тр. совещ., 2. — Arber A. (1936). Studies in flower structure. II. On the vascular supply to the nectary in *Ranunculus*. Ann. Bot., 50. — Cammerloher H. (1929). Zur Kenntnis von Bau und Funktion extrafloraler Nektarien. Biol. generalis (Wien.), 5. — Cook W. S. (1923). The structure of nectar glands of Jowa honey plants. Proceed Jowa Acad. Sci., I, 30. — Daumann E. (1935). Die systematische Bedeutung des Blütennektariums der Gattung *Iris*. Beihefte bot. Centralbl., 53. — Fahn A. (1952). On the structure of floral nectaries. Bot. Gaz., 113, 4. — Frei E. (1955). Die Innervierung der floralen Nectarien dicotyles Pflanzenfamilien. Berichte schweizer. bot. Gesellsch., 65. — Frey-Wyssling A. (1935). Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. — Frey-Wyssling A. (1955). The phloem supply to the nectaries. Acta bot. Neerlandica, 4. — Haberlandt G. (1924). Physiologische Pflanzenanatomie, 3. — Ifteni L. (1963). Structura nectariilor florale la citeva specii cultivate. Lucrări ştiinţifice. Inst. agronom. «Jon Jonescu de la Brad. Jasi». — Müller L. (1929). Über Bau und Nektarausscheidung der Blüte von *Grevillea Preissii* Meissn. Biologia generalis, 5. — Roth G. (1954). Entwicklung und histogenetischer Vergleich der Nektar-und Verdauungsdrüsen von *Nepenthes*. Planta, 43, 5. — Schwendt E. (1907). Zur Kenntnis der extrafloralen Nektarien. Beihefte bot. Zentralbl., 22, Abt., 1. — Wrischer M. (1961—1962). Elektronenmikroskopische Beobachtungen an extrafloralen Nektarien von *Vicia faba* L. Acta bot. Croatica, 20/21.

Научно-исследовательский институт пчеловодства, г. Рыбное Рязанской области.

(Получено 10 X 1964).

УДК 581.526.426.2 : 931 99

Л. О. Карпачевский и Е. П. Метельцева

К ИСТОРИИ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ НА КАМЧАТКЕ

С 1 рисунком

Камчатка относится к области молодой незавершенной кайнозойской складчатости и входит в современную активную геосинклинальную зону. Этим обусловлена высокая сейсмичность и интенсивная вулканическая деятельность, характерная для восточной части Камчатки. Активность вулканов определяет своеобразие развития биогеоценозов на Камчатке. Периодическое выпадение пеплов может изменить интенсивность идущих в биогеоценозе процессов, вызвать гибель некоторых компонентов биогеоценоза или даже привести к смене одного типа биогеоценоза другим. Во всех случаях изменения биогеоценотического процесса сопровождаются наращиванием почв сверху (за счет выпадающих пирокластических осадков), часто приводящих к погребению ранее развитых почвенных горизонтов.

Так, в Центральной Камчатской депрессии в почвах переслаиваются отложения пеплов нескольких вулканов: Шевелуча, вулканов Ключевского дола, Кроноцкого, Карымского, Жупановского и др. Вулканическая деятельность ведет к образованию слоистого профиля с несколькими погребенными гумусовыми горизонтами (см. рисунок). По морфологии и химическим свойствам пепловых слоев можно судить об источнике пирокластического материала, что позволяет произвести датировку отложения отдельных слоев. Так, залегающая в основании разреза 2 (Козыревск, см. рисунок) лава (на глубине 170—200—300 см) излилась в начале голоцена (Пийп, 1948, 1954) и поэтому вся толща над ней датируется уже более поздними сроками. Слой белесого пепла (Пб) на глубине 11—14 см в почве разреза 2 обязан своим происхождением извержению вулкана Шевелуч, произошедшему в 1854 г. Заметно, как этот слой выклинивается к югу. Этому вулкану обязаны своим происхождением также слои пеплов $Пб_2$ и Пбс1, возраст которых датируется 1810 и 1780 годами соответственно. Прослойка Пбс2 датируется XVI веком, а $П_ж$ — XV. Таким образом, в течение 200 лет почва наросла: в районе Ключей на 35—55 см, вблизи поселка Козыревска на 30 см, вблизи поселка Мильково на 20 см.

Отмечается выклинивание так называемого двучленного пепла ($П_{дч}$) с юга на север, что свидетельствует об ином его происхождении, в результате извержения какого-либо южного вулкана.

Вертикальный профиль растительности в современных условиях в Центральной Камчатке имеет следующий вид. Выше 1100—1500 м над ур. м. расположен (в зависимости от склона) нивальный пояс, который ниже сменяется горной тундрой. Ниже (900—800 м) располагается пояс кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Rgl. Высоты 700—900 м, частично проникая и в пояс кедрового стланика, занимает ольховый стланик *Alnus kamtschatica* (Call.) Kom. Склоны сопок от 700—800 м до 200—300 м, спускаясь иногда (район Ключей) до 20 м, занимают леса из каменной березы *Betula ermani* Cham. Ниже расположен прерывистый пояс темнохвойной тайги. Он представлен еловыми лесами (из *Picea ajanensis* Fisch.) подножия вулкана Шевелуч, Никольского хребта, сопки Плоской, местами ель наступает на лиственницу *Larix kurilensis* Mayr. ssp. *glabra* N. Dijlis (пос. Козыревск, Щапино), иногда она проникает под полог каменной березы (Никольский хребет).

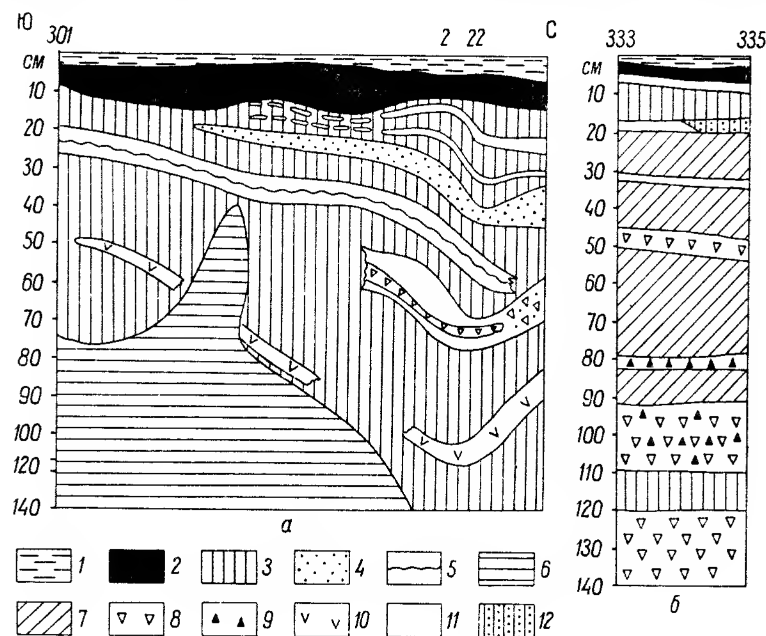
Шлейфы склонов и выравненная часть территории Камчатской депрессии заняты лесами из лиственницы, на севере доходящими до Козыревского совхоза и затем отдельными островами, встречающимися около пос. Ключи и на юге спускающимися до пос. Кирганника. Производные от лиственничников бело-березняки (из *Betula japonica* Sieb.) и осинники (из *Populus tremula* L.) встречаются по всей долине. Около Мильково бело-березняки образуют чистые (иногда смешанные лишь с каменной березой) древостои, которые некоторыми исследователями (Кушев, Ливеровский, 1940) признаются коренными.

По очень скудным данным палеогеографии (Лавренко, 1951; Нейштадт, 1957; Куприна и Скиба, 1963), в Камчатской депрессии в конце плиоцена—начале плейстоцена произрастали леса из пихты. Одновременно широко были распространены еловые

леса. К концу плейстоцена—началу голоцена пихта исчезла (очевидно, в связи с оледенением), а еловые леса отступили в убежища (рр. Николка, Еловка) и образовали две отдельных части ареала. Возможно, что было и третье убежище — речные долины, примыкающие к Среднему хребту.

По мнению М. И. Нейштадта, такая картина сохранялась в течение всего голоцена. Данные пыльцевого анализа подтверждают разомкнутость ареала ели. Так, в отложениях около пос. Средне-Камчатска (Кушев и Ливеровский, 1940) пыльца ели не встречается. Следовательно, расположенные в 10—60 км еловые леса не занимали в верхнем голоцене территории Средне-Камчатска, где в течение всего этого периода произрастали леса из лиственницы.

Изучение морфологии и некоторых химических свойств почв Камчатки показало, что в них отмечается генетическая неоднородность отдельных погребенных горизонтов. Например, так называемая бурая толща (ниже 30 см) профиля почвы лиственничника



Строение почвенного профиля.

а — центральная Камчатская депрессия; *б* — восточное побережье, пос. Семлячики; *1* — A_0 — подстилка; *2* — A_1 (Ад) — торфянистый или дерновой горизонт; *3* — A_1 (Ап) — гумусовый горизонт (современный и погребенный); *4* — Пбс — пепел сортированный; *5* — Пдч — пепел двучленный; *6* — $П_{ал}$ — аллювиальные отложения; *7* — $АВ_{охр}$ — погребенные охристые горизонты; *8* — Д — дресва; *9* — Ш — шлак; *10* — $П_ж$ — пепел желтый; *11* — $П_б$ — пепел белесый; *12* — $П_бA_1$ — пепел белесый, затронутый почвообразованием. *Верхние цифры* — номера разрезов.

в районе пос. Козыревска (разрез 2 — см. рисунок) отличается относительно высоким содержанием азота, низким отношением C/N равным 8, преобладанием буроватых и охристых тонов. Дальнейшие исследования показали, что отношение C/N=6—7 (табл. 1) характерно для почв березняков, в то время как для почв лиственничников отмечается более высокое отношение C/N=11—17. Очевидно, что погребенные горизонты с глубины 24 см (разрез 2) развивались под влиянием другой растительности.

В почвах, формирующихся под влиянием ели или пихты, C/N=3—5.

В целях дальнейшего изучения истории лесов было предпринято исследование погребенных почв методом пыльцевого анализа.

При проведении пыльцевых анализов пришлось столкнуться со следующими трудностями.

Во-первых, отсутствует эталонная пыльца видов, произрастающих на Камчатке, например эндемичной пихты *Abies gracilis* Kom. Это привело к использованию в качестве «эталона» пыльцы из поверхностных слоев почвы в типах леса, где интересующая нас порода выступает как доминант. «Эталоном» для *Abies* нами принята пыльца пихты из поверхностного горизонта пихтарника папоротникового, а для *Picea* пыльца ели из подстилки ельника хвощового.

Во-вторых, отсутствуют данные о современном пыльцевом спектре растительности Камчатки, необходимые для обоснованной реконструкции растительности по ископаемым пыльцевым спектрам. Необходимо было выяснить, каково соотношение между участием породы в древостое и процентом ее пыльцы в спектре, как полно спектр отражает доминанты древостоя и какова дальность разноса пыльцы интересующих нас

видов. Исследования показали, что отношение процента участия породы в древостое к проценту пыльцы данной породы в пыльцевом спектре лесной подстилки для пихты равно 3 : 1, а для ели — 2 : 1 (табл. 2).

Отмечается также очень небольшой процент пыльцы лиственницы в пыльцевом спектре лиственничника, что, впрочем, отмечалось и ранее для лиственничных лесов. Пыльца березы присутствует во всех полученных спектрах в больших количествах, и трудно установить количественную зависимость между участием породы в древостое и ее участием в пыльцевом спектре. Как известно, березняки (как и кедровый стланик) продуцируют очень большое количество пыльцы, которая легко разносится на далекие расстояния и нивелирует различия в древостое. Поэтому, например, пыльца этих пород преобладает в донных отложениях Охотского моря (Коренева, 1955). Так что только отсутствие пыльцы других доминирующих пород может решить вопрос в пользу березняков. Необходимо отметить, что в поверхностных пыльцевых спектрах пыльца ели и пихты не обнаружена вне района современного произрастания этих пород. Так, пыльца ели в поверхностных спектрах встречается лишь в Центральной Камчатской депрессии, а пыльца пихты — на восточном побережье; при этом указанная пыльца не заносится дальше 500—1000 м от ее источника.

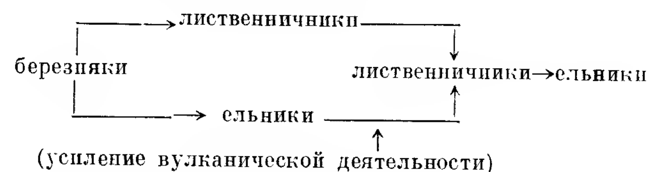
В Камчатской депрессии в разрезе поверхностных отложений под ельником хвощовым (разрез 22), расположенном на шлейфе сопки Плоской, пыльца ели и лиственницы появляется одновременно и на довольно большой глубине (72—76 см). Поэтому можно предположить, что обе эти породы в то время участвовали в древостое; но трудно сказать, какая из них доминировала, так как процент пыльцы лиственницы уже достиг той величины, которая наблюдается в поверхностном слое современных лиственничников, и в то же время содержится значительное количество пыльцы ели. На глубине 14—20 см процент пыльцы лиственницы больше процента ели, и, по-видимому, этот почвенный горизонт образовался под лиственничником. Выше преобладающей пыльцой становится еловая. Следовательно, тогда произошла смена древесных пород и господствующей породой стала ель. Маяки же лиственницы в современном древостое — свидетели ее былого господства.

В исследованном нами лиственничнике (разрез 2) наблюдается обратная картина. Современный лиственничник пришел на смену ельнику, пыльца которого приурочена к погребенному горизонту на глубине 12—17 см. В пыльцевом спектре погребенных почв под березняком травяным (разрез 301, пос. Мильково) доминирует пыльца березы, поэтому можно предположить, что в южной части депрессии в течение верхнего голоцена господствовали березовые леса.

Для спектров пыльцы во всех трех разрезах почв Центральной Камчатской депрессии характерен максимум пыльцы кедрового стланика в слое Ап, это, возможно, свидетельствует о более широком распространении кедрового стланика в депрессии и более далеком разносе его пыльцы (не исключено, что это связано также с меньшей облесенностью территории в то время). На этой же глубине отмечается пыльца ели, иногда единично (разрез 301, глубина 15—20 см) или в значительном количестве (разрез 2, глубина 12—17 см и разрез 22, глубина 23—30 см). В нижних горизонтах всех почв отмечается большое количество спор папоротников, которое уменьшается в верхних слоях.

Все эти данные позволяют предположить, что по крайней мере в течение верхнего голоцена динамика растительного покрова была следующей: в начале верхнего голоцена пояс кедрового стланика спускался значительно ниже, а березняки (и сопутствующие им папоротники) произрастали в большей части долины; в середине верхнего голоцена под полог березы проникла ель, до того времени сохранявшаяся в убежищах, и стала вытеснять березу; одновременно расширяла свой ареал (продвигаясь из убежищ) лиственница. Ее распространению помогли интенсивные извержения вулканов, происшедшие в первой трети верхнего голоцена, о чем свидетельствуют отложения пеплов с дресвой (Д). В результате этого лиственница заняла свой современный ареал. Однако за последние 300 лет отмечается новое наступление ели на лиственницу в условиях более увлажненных местообитаний (по долинам притоков р. Камчатки, по местам перегибов горных шлейфов).

Смену растительности в депрессии можно изобразить следующей схемой:



Одновременно нами было произведено исследование почв в районе пос. Семлячики, где произрастает уникальная пихтовая роща из *Abies gracilis* Kom., занимающая площадь около 23 га. По мнению многих исследователей (Комаров, 1940; Лавренко, 1951, и др.), эта роща является реликтом темнохвойной тайги. Однако почвенные анализы показали, что погребенные горизонты почв в пихтарнике папоротниковом скорее соответствуют лесам из каменной березы. При этом отмечается большое сходство в морфологии и химических свойствах погребенных горизонтов почв (глубже 7 см) под пихтарником (разрез 333) и каменноберезняком (разрез 335). Существенные различия отмечались лишь в горизонте $A_г$.

ТАБЛИЦА 1

Некоторые химические свойства почв Камчатки

Разрез 2, Козыревск					Разрез 22, Козыревск					Разрез 333, Семлячики					Разрез 335, Семлячики				
лиственничник кустарниково-травяной					ельник хвощовый					пихтарник папоротниковый					каменно-березняк, шеломайниковый				
горизонт	глубина (в см)	гумус (в %)	N (в %)	C/N	горизонт	глубина (см)	гумус (в %)	N (в %)	C/N	горизонт	глубина (в см)	гумус (в %)	N (в %)	C/N	горизонт	глубина (в см)	гумус (в %)	N (в %)	C/N
A_1	8—12	4.58	0.16	17	$A_т$	8—12	5.25	0.27	12	$П_б$	5—7	1.92	0.32	4	$П_б$	7—8	3.24	0.31	6
$П_{о1}$	12—17	1.51	0.08	11	A_1	14—20	2.26	0.22	6	A_1	7—17	2.40	0.27	5	A_1	8—15	9.40	0.19	7
$A_и$	17—24	0.83	0.06	8	A_1	23—30	1.10	0.20	3	B	20—30	3.66	0.31	7	$A_{1и}$	16—20	3.62	0.31	7
$П_{с1}$	24—34	1.01	0.07	8	—	—	—	—	—	$A_и$	31—33	2.91	0.24	7	B	21—28	3.90	0.28	7
$П_{дч}$	35—44	0.55	0.04	8	П	49—53	0.21	0.07	2	$AB_и$	35—40	3.46	0.27	7	$AB_и$	35—45	3.69	0.30	7
$A_и$	50—70	1.01	0.07	8	$A_и$	72—76	2.23	0.10	13	$AB_и$	54—64	3.24	0.32	6	$AB_и$	63—74	2.85	0.34	6

ТАБЛИЦА 2

Данные пыльцевого анализа

Разрез	Тип леса	Глубина (в см)	*Pinus pumila*		*Abies*		*Picea*		*Larix*		*Betula*		*Alnus*		Общее количество пыльцы				Споры (количество)
															древесная		травяная		
			количество	процент	количество	процент	количество	процент	количество	процент	количество	процент	количество	процент	количество	процент	количество	процент	
2	Лиственничник, кустарниково-разнотравный (1 яр. 10Лц + Б, 2 яр. 4Лц + 6Б + Ос)	0—1	3	2	—	—	—	—	10	6	153	83	10	6	177	97	6	3	3
		1—8	21	9	—	—	2	1	25	11	137	60	37	17	222	98	5	2	6
		8—12	10	18	—	—	—	—	—	—	33	69	10	18	53	95	3	5	9
		12—17	—	—	—	—	19	24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		17—24	42	54	—	—	—	—	1	1	10	13	—	—	72	92	6	8	33
		24—34	1	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	—	5	—	—	—	15
		35—44	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	2	—	—	—	1
		50—70	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	2	—	1	—	8
22	Ельник хвощовый (1 яр. Лц + Ос, 2 яр. 7Е + 3Б + Лц)	0—2	9	4	—	—	67	34	11	5	98	48	17	8	202	99	3	1	—
		2—7	—	—	—	—	64	36	13	7	96	55	—	—	173	98	3	2	1
		8—12	18	5	—	—	152	40	24	6	166	43	23	6	383	100	—	—	—
		14—20	12	26	—	—	5	11	8	18	14	30	6	13	45	98	1	2	4
		23—30	50	40	—	—	25	20	8	7	27	22	12	9	122	97	4	3	37
		72—76	38	67	—	—	7	13	4	7	1	2	5	9	55	98	1	2	119
		90—100	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	2	—	3	—	240
301	Березняк травяной (10Б + Ос)	2—8	12	7	—	—	4	2	—	—	123	74	26	16	165	99	2	1	24
		9—14	2	8	—	—	—	—	—	—	12	48	2	8	16	64	9	36	29
		15—20	20	32	—	—	2	3	—	—	17	27	6	11	45	73	17	27	170
		20—27	2	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	41
333	Пихтарник папоротниковый (9П + 1к.Б)	0—2	7	3	45	19	—	—	—	—	174	72	8	3	234	97	7	3	90
		2—5	13	6	60	27	—	—	—	—	132	60	9	4	214	97	7	3	113
		5—7	20	7	48	17	—	—	—	—	197	71	10	4	275	99	2	1	195
		7—17	8	4	72	35	—	—	—	—	109	64	12	6	201	99	3	1	305
		20—30	—	—	1	4	—	—	—	—	22	88	—	—	23	92	2	8	134
		31—33	8	29	—	—	—	—	2	7	14	50	—	—	24	86	4	14	320
		35—40	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	2	—	3	—	240
		54—64	2	1	—	—	—	—	—	—	4	3	104	68	110	72	42	28	Много
		110—120	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7
		150—155	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	80
335	Каменно-березняк шеломайниковый (10к.Б)	0—3	7	5	2	1	—	—	—	—	124	80	10	6	143	92	12	8	3
		3—6	10	6	—	—	—	—	—	—	115	68	17	10	142	84	24	15	11
		7—8	2	1	—	—	—	—	—	—	100	74	20	15	122	90	13	10	4
		8—15	66	41	3	2	—	—	—	—	61	38	2	1	122	90	13	10	104
		16—20	20	31	2	4	—	—	—	—	30	46	5	6	58	89	7	11	124
		21—28	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
		35—45	5	18	1?	4	—	—	—	—	10	33	1	4	17	59	11	41	160

Кроме того, возникло резонное сомнение, может ли быть реликтом роща, расположенная на новейших отложениях пепла (см. рисунок, *б*). Пыльцевой анализ также опровергает версию о реликтовом характере рощи, но, конечно, не противоречит выводу В. Л. Комарова (1940) о реликтовом характере самой пихты.

Под пихтарником на глубине 54—64 см в погребенной почве обнаружено большое количество пыльцы ольхи, много спор и самый большой процент пыльцы травяной растительности. Все это говорит о том, что данная погребенная почва образовалась под зарослями ольшатника, в травяном покрове которого участвовала полынь, иван-чай, сложноцветные. В двух вышележащих погребенных горизонтах господствует пыльца березы и кедрового стланика. Образование этих горизонтов связано с каменно-березовыми лесами. Возможно, более широкое распространение имел кедровый стланик. Выше (7—17 см) пыльца лиственных пород сменяется пыльцой хвойных (пихты).

В слое 7—17 пыльца пихты напоминает пыльцу ели, что связано, возможно, с некоторой деформацией пыльцы пихты. Распространение пыльцы пихты только в верхних слоях показывает, что эта порода лишь в самое последнее время заняла свое современное местообитание, по данным радиоуглеродного метода, 1100 лет тому назад.

В почве разреза 335, расположенного в 2 км от разреза 333 под каменноберезняком шеломайниковым, во всем профиле преобладает пыльца березы, пыльцевые же зерна пихты единичны.

Все это свидетельствует о длительном господстве березняков на восточном побережье Камчатки, которые лишь в самое последнее время уступили место пихтарнику в районе пос. Семлячики.

Таким образом, современные «голоценовые» хвойные леса на Камчатке относятся к наиболее поздним образованиям, в настоящее время расширяющим свой ареал.

Литература

Комаров В. Л. (1840). Ботанический очерк Камчатки. Камчатск. сборник, 1. — Коренева Е. В. (1955). Изучение современных морских отложений методом спорово-пыльцевого анализа. Тр. Инст. океанолог. АН СССР, 13. — Куприна Н. П., Л. А. Скиба. (1963). Новые данные о флоре и растительности синих диатомовых глин Центральной Камчатской депрессии. ДАН СССР, 148,4. — Кушев С. Л., Ю. Л. Ливерский. (1940). Геоморфологический очерк Центральной Камчатской депрессии. Тр. Геогр. инст. АН СССР, XXXII. — Лавренко Е. М. (1951). Возраст ботанических областей внетропической Евразии. Изв. АН СССР, сер. геогр., 2. — Нейштадт М. И. (1957). История лесов и палеогеографии СССР в голоцене. — Пийп Б. И. (1948). Новое эруптивное состояние вулкана Шивелуч с конца 1944 по май 1945 г. Бюлл. вулканич. станц. на Камчатке, 14. — Пийп Б. И. (1954). Вулкан Толбачик. Бюлл. вулканич. станц. на Камчатке. Изв. ВГО, 73, 3.

Лаборатория лесоведения
Академии наук СССР,
Москва
и Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 28 XII 1963).

УДК 582.4. 71 (477.9)

Я. В. Захаржевский

ТИСС *TAXUS BACCATA* L. НА КАРАБИ-ЯЙЛЕ

Главная гряда Крымских гор состоит из отдельных платообразных массивов, называемых яйлами. Долинами рек Танасу на востоке и Суата на западе отделяется самая обширная из яйл Крыма — Караби-Яйла, площадь которой около 120 кв. км. Поверхность яйлы двухступенчатая. В ее южной части возвышается верхнее плато (1100—1200 м), северные склоны которого покрыты буковым лесом. Его высшая точка, г. Тай-Коба, достигает 1259.6 м, а соседняя, находящаяся северо-западнее г. Кара-Тау, — 1221.8 м. Нижнее плато, занимающее бо́льшую часть яйлы, постепенно понижается от 1000 м на юге до 660 м на севере. Поверхность плато, сложенного сильно закарстованными известняками, пересекают невысокие гряды, вдоль которых располагаются многочисленные карстовые воронки и карровые поля. Здесь насчитывается свыше 2750 карстовых воронок, около 70 шахт, вертикальных колодцев и пещер.

Преобладающими почвами являются горно-степные, переходящие в горные черноземы. Мощность почвенного слоя колеблется от нескольких сантиметров на склонах и перемычках между воронками до метра и более в воронках.

На небольшой возвышенности в средней части нижнего плато находится метеорологическая станция, основанная в 1914 г. Средняя годовая температура на Караби-Яйле равна 6.3°, абсолютный минимум — 32°. Средняя продолжительность безморозного периода всего 163 дня. Из 573 мм годовых осадков бо́льшая часть выпадает летом, в отличие от западных яйл, где наблюдается зимний максимум. Здесь часты сильные ветры, средняя годовая скорость ветра равна 7.1 м/сек.

Бо́льшая часть яйлы покрыта травянистой растительностью, сильно выбитой на выпасах и более богатой в воронках, используемых под сенокосы.

От нижнего склона Кара-Тау на север протянулся небольшой гребень, изъеденный карровыми трещинами и ячейками, достигающими в отдельных случаях 1.5 м глубины. На склонах гребня располагается целый ряд небольших воронок с крутыми южными и западными склонами. Среди них находится известная карстоведам и туристам под названием «Тиссового колодца» небольшая воронка (45 м в диаметре), получившая свое название за расположенный в ней глубокий карстовый колодец, на отвесных склонах которого растут 12 старых тиссов. Они имеют вид кустов с невысокими, но мощными стволами, диаметр которых у основания достигает у отдельных экземпляров 60 см. Над краем колодца остались 2 тиссовых пня, 1 из них имеет диаметр 48 см. По мнению Е. В. Вульфа (1925), который 45 лет назад осмотрел эту группу тиссов, они могли вырасти лишь среди росшего здесь леса. На прилегающем к воронке «Тиссового колодца» участке яйлы часто встречается подрост тисса, который растет здесь на открытом месте, доступном солнечным лучам и ветрам. Большая часть подроста имеет вид небольших деревьев с красивой пирамидальной кроной, диаметр которой обычно больше высоты деревца. Чаще всего тиссы растут из карровых трещин на восточной стороне гребня и по склонам воронок. Листья у тиссов, растущих на открытых местах, значительно светлее, чем у лесных экземпляров. Они темнее у более сильных, нормально развивающихся деревьев и зеленовато-желтые у хилых или засыхающих. На западном склоне гребня учтено 19 небольших тиссов от 0.5 до 1.5 м высоты. В воронке «Тиссового колодца» и вокруг нее растут 89 деревцов тисса, высотой от 0.2 до 1.3 м. В соседней, расположенной севернее воронке описано 102 тисса, имеющих следующие размеры: до 0.6 м высоты — 19, от 0.6 до 1 м — 36, от 1.1 м до 1.5 м — 24, от 1.6 м до 2 м — 21, 2.1 м — 2.

В окружающих воронках и на восточном склоне гребня описаны еще 123 тисса, отдельные деревья достигают высоты 2.25 м. Очевидно, источником распространения тиссов в этой части Караби-Яйлы является группа старых деревьев, растущих в «Тиссовом колодце». Их семена, распространяемые вокруг птицами, дали обильные всходы. О высокой приживаемости тиссов на этом небольшом участке яйлы свидетельствует то, что из 341 экз. тиссового подроста отмечено всего 4 засохших. Судя по тому, что стволик засохшего семилетнего тисса имел диаметр 1.6 см, возраст описываемых тиссов колеблется от 3—5 до 20—25 лет. Описанное урочище является уникальным для Крыма как по количеству растущего здесь подроста тисса, так и по необычности условий его произрастания.

Второе убежище тисса на Караби-Яйле расположено в центральной части нижнего плато на расстоянии 0.5 км к востоку от «Ледяной пещеры». Здесь, среди многочисленных воронок, находится «Тиссовая воронка», имеющая овальную форму с осями 30 на 40 м. У нее крутые юго-западные склоны и пологие, поросшие обильной травянистой растительностью, северо-восточные. На дне воронки 2 небольших понора глубиной в 3 и 5 м. В воронке растут 23 тисса, от 1.5 до 3.5 м высоты, имеющих вид кустов с очень пышной и густой кроной. 6 тиссов растут на стенках воронки, а остальные образовали живописную группу на дне возле поноров. Почти равномерно распределяется количество подроста, взрослых и молодых деревьев. Еще 2 небольших деревца растут на краю соседней воронки. Крутые стенки соседних воронок покрыты древесной растительностью, среди которой преобладают молодые буки.

Недалеко от «Тиссовой воронки» недавно стал известным карстовый колодец глубиной 18 м, с чистой холодной водой. У колодца, на котором в 1964 г. колхоз «Предгорье» поставил ручной насос, на камне стелется чахлый тисс с пожелтевшими веточками.

Третье, самое крупное убежище тисса находится на восточных склонах Караби-Яйлы, круто обрывающихся в узкую долину р. Танасу. Если спускаться с яйлы от истока ручья, расположенного ниже коша пастухов с. Курского, то недалеко от опушки леса, ниже заброшенной дороги, виден одинокий тисс. Еще ниже, там где в сухую долину Танасу с противоположных сторон открываются 2 покрытые буковым лесом балки, притаилась небольшая тиссовая роща. Бо́льшая часть тиссов растет на невысоком гребне, отделяющем долину Танасу от восточной балки, известной под названием Карагач-Дере. Здесь учтено 110 деревьев. 70 тиссов растут на левом склоне долины и на мысе, образовавшемся в устьевой части балки Через-Дерек. Еще 26 одиночных деревьев описано на правом склоне Карагач-Дере. Почти все деревья, растущие на гребне и на незатененных склонах, приземистые, с короткими искривленными стволами и куполообразной кроной. В затененных местах встречаются более высокие деревья (7—12 м) с красивой пирамидальной кроной и прямыми стволами. В отличие от описанных выше убежищ, в которых вместе со взрослыми, плодоносящими деревьями, широко распространен и подрост тисса, здесь преобладают старые деревья. Немногочисленные деревца плохо развиваются, на тонких стволах очень редкие чахлые веточки с желтеющими листьями. Всего в этом урочище учтено 211 тиссов, размеры которых приведены в таблице.

Данные о тиссе на восточных склонах Караби-Яйлы

Высота деревьев	Количество экземпляров	Диаметр ствола на высоте 1.5 м	Количество экземпляров
До 2 м	4	До 10 см	40
От 2 до 5 м	91	От 10 до 20 см	109
От 5 до 10 м	100	От 20 до 30 см	44
От 10 до 13 м	16	От 30 до 40 см	13

Максимальная высота тисса 13 м. Кроме того, обмерены тиссы с диаметром ствола 43, 46, 56, 60 и 77 см на высоте 1.5 м. Наиболее мощный тисс имел при высоте 9 м диаметр ствола у основания 94 см и на высоте 1.5 м — 77 см.

Ниже этой рощи русло Танасу прорезает толщу известняков и приобретает каньонообразный характер с сухими водопадами и каменными ваннами, напоминающими Большой каньон Крыма. Здесь уже тисс не встречается.

Описанные местонахождения тисса на Караби-Яйле подтверждают мнение, что в недалеком прошлом леса занимали на яйлах значительные площади. В результате нерациональной вырубки и чрезмерного выпаса скота на яйлах была почти уничтожена древесная растительность. В последние годы проведены значительные работы по лесовозобновлению на многих яйлах, что должно способствовать значительному улучшению гидрологического режима источников и рек Крыма.Особенно удачны посадки сосны на Ай-Петринской яйле возле урочища Бештекне. Успешно проводят работу по искусственному лесовозобновлению работники Алуштинского лесхоза на Демерджи-Яйле и Тырке. Здесь под руководством старшего лесничего К. Д. Черпакова с 1958 г. освоено 82 га под посадки бука, клена-явора, сосны, дуба, тополя, березы, жимолости. Подготовлены к новым посадкам еще сотни га.

Хорошая приживаемость самосева тисса на Караби-Яйле говорит о возможности введения его в лесокультурные посадки.

Удовлетворительное состояние и нормальное развитие тиссов, растущих на Караби-Яйле, позволяет утверждать, что они могут переносить кратковременные понижения температуры до —30—32°.

До последнего времени существовало мнение, что, кроме Большого каньона Крыма, где по ориентировочным подсчетам К. П. Попова насчитывается около 400 деревьев и деревцов тисса (Попов, 1962 : 37), он встречается только единичными экземплярами в укромных местах Главной гряды. Поэтому небольшие «островки» тисса на Караби-Яйле представляют большую научную ценность и должны быть объявлены заповедными памятниками природы Крыма.

Литература

Вульф Е. В. (1925). Растительность Восточных яйл Крыма. — Вульф Е. В. (1926). Яйла. — Вульф Е. В. (1927). Флора Крыма. — Попов К. П. (1961). Третичные хвойные реликты Крыма и их убежища. Бот. журн., 5. — Попов К. П. (1962). Ботанические экскурсии по Горному Крыму. — Цырина Т. С. (1948). Тисс в Крыму. Тр. Никитск. бот. сада, 1—2.

Одесский государственный университет.

(Получено 23 IX 1964).

Л. И. Красовский

УДК 582.542.1 (471.11)

ТРОСТЯНКА *SCOLOCHLOA FESTUCACEA* (WILLD.) LINK В АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

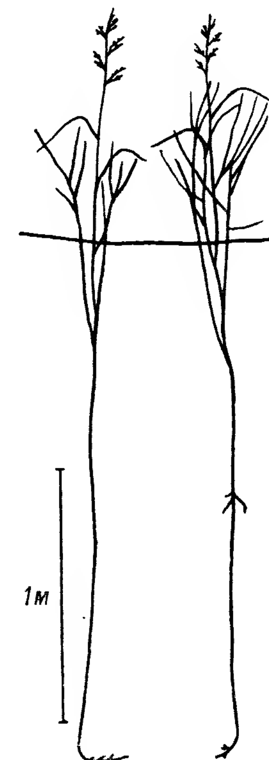
С 1 рисунком

Тростянка (трезубка или светлуха — *Scolochloa festucacea* [Willd.] Link, *Graphephorum arundinaceum* Aschers. и т. д.: см. «Флора СССР, 1934) представляет интерес как второй по росту злак в нашей флоре после тростника. Она является ценным кормом для ондатры (Смиренский, 1952 : 55).

Растет тростянка в воде или около воды; в озерах Западно-Сибирской лесостепи она образует густые заросли на обширных площадях. Сведения об ее распространении на Европейском Севере мало определенны. В целом ряде руководств сообщается о распространении тростянки по всей лесной зоне, а иногда и за ее пределами (Федченко и Флеров, 1910; Флора СССР, 1934; Флора БССР, 1949; Ларин с сотр., 1950; Флора Ленинградской области, 1955). Другие авторы ареал тростянки ограничивают центральными районами Русской равнины (Крылов, 1928; Станков и Талиев, 1957) и северную границу ареала проводят через Московскую и Рязанскую области, на западе же поднимают ее до Карелии. А. А. Смиренский (1952 : 55), как и И. В. Ларин, пишет о широком распространении тростянки в лесной зоне, но несколькими строчками ниже перечисляет области ее ареала по Крылову, т. е. исключает бо́льшую часть лесных районов к северу от Москвы и Рязани.

Данные местных «Флор» северных областей не подтверждают ни первую, ни вторую точку зрения, но в этих «Флорах» четко отмечены пункты находок тростянки, встречающейся вообще довольно редко в европейских областях Союза. Знаток северной флоры, И. А. Перфильев (1934 : 94), указывал ее только для «б. Каргопольского и б. Вельского уездов», во «Флоре Мурманской области» (1953) она совсем не упоминается, в Коми АССР она отмечена А. И. Толмачевым с сотрудниками (1962) для Синдорского озера, расположенного в 140 км к северо-востоку от г. Сыктывкара.

В связи с этим интересна находка тростянки в 1963 г. на озерах Карасьем и Слободском в Архангельской области. Озеро Карасье находится в 10 км к востоку от ст. Емца, на 200 км севернее гг. Каргополя и Вельска. А Слободское озеро расположено у ст. Тундра Холмогорского района, в 100 км к северу от Емцы, в 40 км от Архангельска и является едва ли не самой северной из всех известных точек, в которых найдена тростянка.



Побеги тростянки из озера Карасье в июле 1963 г.

Горизонтальной черной линией обозначен уровень воды.

На границе своего ареала этот злак обильно плодоносит, но зерновки не сразу осыпаются, как в Сибири, а держатся в метелках до зимы. Высота тростянки на озере Карасьем достигает 322 см (см. рисунок), почти 2/3 ее высоты находятся под водой. Вблизи водной поверхности стебли ветвятся. Средний сырой вес трехметрового побега составляет 55 г. Такие размеры являются рекордными, ибо обычная высота тростянки 100—150 см, и, как предел, отмечается 250 см (Ларин, 1950 : 373) или 2 м (Флора СССР, 1934; Крылов, 1928, и др.). Смиренский (1952 : 57) пишет: «Заросли тростянки заходят в воду до 1.2—1.5 м. Высота их над уровнем воды 1.5—2.0 м». Из этого следует сделать вывод, что длина побегов может превышать 3 м, однако на стр. 59 у того же автора читаем: «Высота тростянки 150, 175 см».

Озеро Карасье — карстовое, глубокое, около 1 км в окружности и 300 м в диаметре. В воде у берега по всей окружности озера имеются бордюрные заросли гелофитов. Ширина бордюра около 10 м. Ближе к берегу растет канареечник *Typhoides arundinacea* (L.) Moench и кое-где тростник, а ближе к плесу, где глубина 2—2.5 м, располагается непрерывной полосой чистая заросль тростянки. Покрытие в ее заросли меньше 50%.

Слободское озеро имеет площадь около 2000 га. Тростянка образует там небольшую заросль в виде полосы в несколько метров шириною и 2—3 десятка метров длиною на плесе озера против устья впадающей в него лесной речки Слобозерки. Глубина воды в этом месте в сентябре 1963 г. была 112 см. Высота заросли над водой около 1 м. Низкорослые побеги (130 см) тростянки с метелками были найдены также на сухом берегу, почти возле уреза воды в устье речки Матигорки, также впадающей в Слободское озеро.

Лишь Смиренский (1952 : 57) указывает, что тростянка заходит на глубину 1.5—2 м. Остальные авторы, говоря о местах ее обитания, указывают только «окраины водоемов» (Крылов, 1928; Станков и Талиев, 1957, и др.) или упоминают лишь берега рек, озер и прудов (Сырейщиков, 1906; Маевский, 1954).

Находки тростянки в озерах под Архангельском показывают, что этот злак хорошо растет за 64° с. ш. и, следовательно, распространен значительно севернее пределов центральных областей Русской равнины.

Литература

Крылов П. Н. (1928). Флора Западной Сибири. 2 : 304. — Ларин И. В. с сотр. (1950). Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. I : 373. — Маевский П. Ф. (1954). Флора средней полосы европейской части СССР : 800. — Перфильев И. А. (1934). Флора Северного края, 1. — Смиренский А. А. (1952). Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах. 2 : 55. — Станков С. С. и В. И. Талиев. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР : 633. — Сырейщиков Д. П. (1906). Иллюстрированная флора Московской губернии, I : 145—146. — Толмачев А. И.

(ред.) (1962). Определитель высших растений Коми АССР : 79. — Федченко Б. А. и А. Ф. Флеров. (1910). Флора Европейской России : 124. — Флора БССР. (1949). I : 210. — Флора Ленинградской области. (1955) : 148. — Флора Мурманской области (1953). — Флора СССР. (1934). 2 : 448.

Архангельский лесотехнический институт им. В. В. Куйбышева.

(Получено 25 V 1964).

УДК 582.28 (571.61)

Е. С. Нелен

ГРИБЫ-МИКРОМИЦЕТЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ ФОРМАЦИЙ И ГРУППИРОВОК ЗЕЙСКО-БУРЕИНСКОЙ РАВНИНЫ

Первые скудные сведения о микромицетах Амурской области приведены в статьях О. А. Федченко и Б. А. Федченко (1906), Б. П. Кравцова (1935) и Л. В. Любарского (1936), исследовавших в основном дереворазрушающие грибы-макромицеты. Позже появились интересные данные о микромицетах в работах И. Н. Абрамова (1931, 1938, 1953), Н. Н. Лаврова (1948, 1951), А. Ф. Сальниковой (1957) и Б. А. Томилина (1962). Наиболее изученной группой в Амурской области были ржавчинные грибы, данные о которых опубликованы в двух крупных монографиях — В. Г. Траншеля (1939), В. Ф. Купревича и В. Г. Траншеля (1957).

До наших исследований из Амурской области было известно только 113 видов грибов-микромицетов. По системе грибов они распределяются следующим образом: 6 — фикомицетов, 15 — аскомицетов, 53 — базидиомицета и 39 видов из группы несовершенных.

В течение трех полевых периодов — 1958, 1959 и 1961 гг. нами проводился сбор микофлористического материала на травянистых и деревянистых растениях Зейско-Буреинской равнины — важного сельскохозяйственного района Дальнего Востока. В настоящее время эта территория почти обезлесена и здесь чаще встречаются луга, болота и кустарниковые заросли, но преобладает луговая растительность. Облесена равнина неравномерно, лесистость уменьшается в направлении с севера на юг и с востока на запад в соответствии с увеличением интенсивности земледелия в различных районах. Обследовались также зеленые насаждения городов и населенных пунктов Амурской области, декоративные цветковые растения, но особо серьезное внимание уделялось выявлению патогенной микофлоры на сельскохозяйственных культурах.

В результате наших исследований выявлено 678 видов и 55 форм грибов-микромицетов. Кроме того, около 50 видов остались неопределенными из-за отсутствия необходимой литературы в лаборатории. Среди выявленных грибов к фикомицетам относится 26 видов, к аскомицетам — 67 видов и 45 форм, к базидиомицетам — 109 видов и 4 формы и к группе несовершенных — 476 видов и 6 форм. 605 видов грибов пополнили данные о микофлоре Амурской области. Следует заметить, что не все виды грибов, известные для Амурской области, нами вновь собраны. Значительное количество грибов-микромицетов, выявленных нами, оказались редкими и интересными не только для микофлоры Дальнего Востока, но и всего Советского Союза. Наибольший теоретический интерес и практическое значение имеют такие неизвестные для микофлоры Советского Союза грибы, как *Ovularia brassicae* Bres. et Allesch., сильно поражающая крестоцветные овощные; *Phyllosticta citrullina* Josh., вызывает раннее усыхание листьев у арбуза, *Ph. impatientis* Fautr. — у бальзамина, *Ph. dianthi* Westd. у гвоздик, *Ph. vaccinii* Earle — у брусники; *Podosphaera myrtillina* (Schub.) Kunze et Schmidt ослабляет растения голубики обыкновенной, *Trichocladia astragali* Neger — растения астрагала китайского; *Mycosphaerella allicina* Johansson et Magn. — лука стареющего и т. п. Интересно отметить нахождение гриба *Puccinia tokunagai* Ito et Kawai (II, III) на *Leontopodium leontopodioides* в уредостадии. Этот вид ржавчинного гриба описан японскими микологами с южного Сахалина только в телейтостадии (Kawai a. Otani, 1931).

При обследовании растительности Зейско-Буреинской равнины подмечена определенная закономерность в распределении некоторых групп, родов и видов грибов в растительных ценозах, в пределах которых они образуют синузии — экологически обособленные группировки, приуроченные к определенным экотипам (Шенников, 1943; Томилин, 1962). Так, на разнотравно-злаковых лугах и в разнотравно-злаково-бобовых группировках синузия гербофилов — грибов, поражающих травянистые растения, была представлена сумчатыми, базидиомицетами и несовершенными; но среди них наиболее обильными были формы мучнисторосяных — *Erysiphe cichoracearum* DC., *E. communis* Grev., *E. graminis* DC. и ржавчинные грибы, преимущественно из рода *Puccinia*, которых выявлено в этих растительных группировках около 90 видов. Как мучнисторосяные, так и ржавчинные грибы почти ежегодно создавали аспекты. Впервые на Дальнем Востоке найден вид из наиболее ксерофитного рода мучнисторосяных грибов *Leveillula* (Головин, 1960 : 16) — *L. compositarum* Golovin f. *inula* (Jacz.) Golov. на *Inula japonica*. Гриб встречался часто, поражение растений было сильным.

Из ржавчинных грибов аспекты создавали виды *Aecidium ranunculacearum* DC. на *Ranunculus ussuriensis*; *Phragmidium potentillae* (Pers.), Karst. (II, III) на листьях *Potentilla chinensis*; *Coleosporium ligularia* Thüm. (II, III) на *Ligularia sibirica* и *L. speciosa*; *Puccinia haleniae* Arth. et Holw. (III) на *Halenia sibirica*; *P. elymi* West. (II) на *Elymus dahuricus* и *E. sibiricus* и некоторые другие. Распространенными и массовыми были виды *Puccinia valantiae* Pers. (II, III) на *Galium verum*; *P. punctata* Link (I) на *Galium trifloriforme*; *P. veratri* (DC.) Duby (I) на *Epilobium angulatum*; *P. veronicarum* DC. (III) на *Veronica sibirica*; *P. pachycephala* Diet. (III) на *Veratrum nigrum*; *P. hierochloae* S. Ito (II, III) на *Hierochloe odorata*; *P. miyoshiana* Diet. (II) на *Spodiopogon sibiricus* и др. Отмечено развитие ржавчинных грибов *Aecidium lythri* Diet. et Neg. на *Lythrum salicaria* и *L. virgatum*; *Uromyces poae* Rabh. (II, III) на *Poa compressa*; *U. veratri* (DC.) Schröt. (III) на листьях *Veratrum nigrum* v. *ussuriensis* и многих других.

В группировках злаков аспект создавал пиреномицет *Claviceps purpurea* Tul., собранный на 15 видах растений этого семейства — на *Agropyrum repens*, *Agrostis alba*, *A. clava*, *Bromus inermis*, *Calamagrostis angustifolia*, *C. langsdorffii*, *C. sibirica*, *Elymus dahuricus*, *E. sibiricus*, *Koeleria astatica*, *Phleum pratense*, *Poa palustris*, *P. pratensis*, *Roegneria ciliaris* и *Spodiopogon sibiricus*.

Следует отметить, что на каждом виде злака склероции спорыньи были покрыты розовым чехликом, образованным грибом *Fusarium pinicillatum* Sacc.

В зарослях кустарников с высокотравьем, расположенных на увалах и водоразделах, синузии гербофильных грибов в основном составляли несовершенные грибы. Массовыми были многие виды из порядка *Acervulales*. Это преимущественно возбудители опасного заболевания растений — антракноза. Наиболее обильными были *Colletotrichum dictamni* Hóllos на *Dictamnus dasycarpus*; *Cylindrosporium komarovi* Jacz. на *Polygonatum officinale*; *Gloeosporium veronicae* (Lib.) Karak. на *Veronica sibirica* и *V. longifolia*; *Gloeosporium pteridis* Harkn. на *Pteridium aquilinum*; *Septogloeum veratri* (Allesch.) Wr. на *Veratrum nigrum* var. *ussuriense*; *Marssonina campanulae* P. Magn. на *Campanula glomerata*, *Adenophora verticillata* var. *media* и *A. sublata*; *Marssonina clematidis* (Allesch.) P. Magn. на *Clematis manshurica* и др.

По видовому составу среди несовершенных грибов преобладали пикнидиальные из родов *Ascochyta*, *Septoria* и *Phyllosticta*. Всего их выявлено в данной растительной формации более 200 видов. Многие виды пикнидиальных, создававшие аспекты, оказались редкими видами. Это *Ascochyta astragali* Golowin на *Astragalus chinensis*; *A. asteris* (Bres.) Gloyer на *Doellingeria scabra*; *A. nobilis* Kabàt et Bubàk на *Dictamnus dasycarpus*; *A. viciae* Lib. на *Vicia pseudo-orobus*; *Phoma complanata* (Tode et Fr.) Desm. на *Erigeron canadensis*; *Phomopsis picea* v. Höhn. на *Hypericum ascyron*; *Ph. subordinaria* Trav. на *Plantago major*; *Phyllosticta decidua* Ell. et Keller на *Hieracium umbellatum*; *Ph. dianthi* Westd. на *Dianthus chinensis*; *Ph. prostrata* Brun. и *Ph. scrophulariae* Sacc. на *Veronica sibirica*; *Ph. thalictri* West. на *Thalictrum chinensis*; *Septoria bondarzewii* P. Henn. на *Angelica dahurica*; *S. campanulae* Sacc. на *Platycodon grandiflorus*; *S. cercosperma* Rostr. на *Pedicularis resupinata*, *S. erigerontea* Peck. на *Erigeron annuus* и *E. acer* var. *manshuricus*; *S. dearnesii* Ell. et Ev. на *Angelica dahurica*; *S. pedicularium* Fr. на *Pedicularis resupinata* var. *velutina*.

Распространенными и обильными были такие обычные виды, как *Ascochyta clematidina* Thuemen на *Clematis manshurica*; *A. inulicola* Petr. на *Inula britannica* var. *chinensis*; *Phoma dictamni* Fuck. на *Dictamnus dasycarpus*; *Ph. pedicularis* Fuck. на *Pedicularis spicata*; *Phyllosticta angelica* Sacc. на *Angelica dahurica*; *Ph. asteris* Bres. на видах *Aster*; *Ph. bupleuri* Sacc. на *Bupleurum falcatum*; *Ph. campanula* Sacc. et Speg. на *Adenophora denticulata*; *Ph. holosteae* Allesch. на *Stellaria radians*; *Ph. lychnidis* A. Bond. на *Lychnis fulgens*; *Ph. lythri* Kze. на *Lythrum salicaria* var. *vulgaris*; *Ph. melampyrina* Aksel на *Melampyrum roseum*; *Ph. tricoloris* Sacc. на *Viola patrini* и многие другие.

В зарослях кустарников с высокотравьем, расположенных по падям и в поймах рек, по количеству видов и обилию на травянистых растениях всегда преобладали ржавчинные грибы, которые даже в засушливые годы создавали здесь аспекты, в то время как на суходольных лугах и в различных растительных группировках, расположенных на увалах и водоразделах, их почти не было. В этих местах обычными и обильными всегда были *Aecidium cacaliae* Diet. на *Cacalia hastata* и *C. aconitifolia*; *Puccinia paludosa* Plowr. (II, III) на *Pedicularis sceptrum-carolinum*; *P. viola* (Schum.) DC. (II, III) на видах *Viola*; *Coleosporium clematidis* (Thüm.) Bard. (II) на видах *Clematis*; *C. pulsatillae* (Strauss.) Lev. (II, III) на *Pulsatilla patens*.

В зарослях кустарников с высокотравьем синузию филлофилов — грибов, поражающих листья древесных пород и кустарников, — составляли мучнисторосяные из родов *Podosphaera* и *Trichocladia*, ржавчинные грибы из родов *Uromyces*, *Melampsora*, *Cronartium* и др. Из мучнисторосяных наиболее распространенными видами были *Podosphaera myrtillina* (Shub.) Kunze et Schmidt на *Vaccinium uliginosum*; *P. oxyacanthae* DB. f. *spiraeae* Jacz. на *Spiraea media*; *Erysiphe communis* Grev. f. *lespedezae* Jacz. на *Lespedeza bicolor*; *Sphaerotheca macularis* Magn. f. *potentillae* Jacz. на *Dasiphora fructicosa* и др.; а из ржавчинных грибов — *Uromyces lespedezae-procumbentis* (Schw.) Curt. (II, III) на *Lespedeza bicolor*, на *L. juncea*; *Phragmidium rubi-idaei* (DC.) Karst. (III) на *Rubus sachalinensis*; *Ph. fusiforme* Schröt. (III) и *Ph. tuberculatum* J. Müller (III) на *Rosa acicularis* и др. Из несовершенных грибов массовыми были некоторые виды *Cercospora*, *Phyllosticta* и *Septoria* — *Cercospora evonymi* Ell. на *Euonymus alatus*; *C. lespedezae* Ell. et Dearn. на *Lespedeza bicolor*; *C. microsora* Sacc. на *Tilia amurensis*; *C. populicola* Tharp. на *Salix viminalis*; *Phyllosticta tiliae* Sacc. et Speg. на *Tilia amuren-*

sis; *Septoria cornicola* Desmaz. var. *dahurica* Serebr. на *Thelycrania alba* L.; *S. rosae* Desm. на *Rosa dahurica*; *S. rubi* Westd. на *Rubus sachalinensis* и *R. saxatilis*; *S. salicicola* Sacc. на *Salix viminalis*.

Лигнофилы — грибы, развивающиеся на сухостое, валеже, сухих ветвях, были представлены видами *Nectria*, *Mamiania*, *Leptothyrium* и др. Отмечено массовое развитие *Sphaeropsis demersa* Sacc. на сухих веточках *Evonymus maackia* и *Corylus heterophylla*; *Leptothyrium alneum* Sacc. на *Alnus hirsuta*; *L. corylinum* Fuck. и *Mamiania coryli* (Batsch.) на *Corylus heterophylla*; *L. betulae* Fuck. на *Betula ovalifolia*; *Camarosporium caraganae* Karsten, *Coniothyrium olivaceum* Bon. и *Hendersonia sarmentorum* West. на *Lespedeza bicolor*.

В лесных массивах и зарослях из черной и белой березы, яблони сибирской, боярышника Максимовича, крушины, липы и других пород преобладали лигнофилы из родов *Daldinia*, *Diaporthe*, *Diatrype*, *Diatrypella*, *Eu-Valsa*, *Leucostoma* и др. Так, распространенными были виды *Daldinia concentrica* Ces. et D. Not., *D. escholzii* (Ehr.) Rehm., *Diatrypella decorata* Nitschke, *D. favacea* (Fr.) Winter и *Valsella polyspora* Nitschke на сухих ветках берез, *Diaporthe crataegi* Fckl. — на боярышнике, *D. leiphaemia* Sacc. — на дубе, *Diatrype asterostoma* B. et C. — на рододендроне даурском, *Eu-Valsa ambiens* (Pers.) Winter — на шиповнике даурском, *Leucostoma persooni* Nitschke — на яблоне сибирской, *Ophionectria scolecospora* Bref. et Tavel. — на лиственнице и многие другие. На многих древесных породах отмечено сильное развитие гриба *Fusarium lateritium* Nees, но особенно обильны были здесь виды *Tubercularia*, собранные на 14 видах древесных растений. Отмечено также массовое развитие представителей рода *Cytospora* — *C. chrysosperma* (Pers.) Fr. — на усохших веточках яблони сибирской и боярышника перисто-надрезанного; *C. horrida* Sacc. — на березе плосколистной; *C. subclypeata* Sacc. — на рододендроне даурском; *C. tumida* Lib. — на дубе монгольском; *Cytophoma pruinosa* (Fr.) Höhn. — на ясене монгольском и т. д.

Значительное количество грибов-микромицетов выявлено на новых и старых залежах. На молодых залежах с преобладанием сорных растений, на пашнях и на старых разнотравно-пырейных залежах синузии гербофильных грибов отличались большим разнообразием микромицетов. На молодых залежах аспекты создавали многие виды фикомицетов, чего не наблюдалось в растительных формациях в других условиях. Наиболее обильными были *Bremia lactucae* Regel на *Lactuca squarrosa* и *Sonchus arvensis*; *Cystopus candidus* Pers. и *Peronospora arabidis hirsutae* Gäum. на *Arabis pendula*, *Roripa globosa* и *Draba nemorosa*; *Peronospora alta* Fuckel на *Plantago major*; *P. amethysteae* Lebed. на *Amethysta coerulea*; *P. conglomerata* Fuckel на *Geranium dahuricum*; *P. parasitica* Tul. на *Roripa globosa* и *Thlaspi arvense*; *P. nesleae* Gäum. на *Neslia paniculata*; *Plasmopara densa* Schr. на *Euphrasia amurensis*; *Pseudoperonospora urticae* Salmon et Ware на видах *Urtica* и др.

Аспекты создавали также некоторые виды мучнисторосяных и ржавчинных грибов — *Erysiphe cichoracearum* DC. f. *lactucae* Jacz. и f. *plantaginis* Jacz.; *E. communis* Grev. f. *arabidis* Jacz., f. *geraniacearum* Roum. и f. *urticae* Rabh.; *E. labiatarum* Chev. f. *galeopsidis* Jacz., f. *leonuri* Jacz. и f. *scutellariae* Jacz.; *E. umbelliferarum* DB. f. *selini* Jacz.; *Aecidium minussense* Thüm.; *Puccinia hieraccii* (Schum.) Mart.; *P. menthae* Pers.; *P. picridis* Hazsl.; *P. polygoni-amphibii* Pers.; *P. sessilis* Schneid. ssp. *P. digraphidis* Soppitt; *P. taraxaci* (Rabent). Plowr.; *P. universalis* Arth. и др.

Из несовершенных грибов наблюдалось массовое развитие видов *Cercospora* и *Ramularia*. Обильными были *Cercospora arctii-ambrosiae* Halst. на *Arctium lappa*; *C. dubia* (Riess.) Wint. и *Ramularia chenopodii* Speg. на *Chenopodium album*; *Cercospora panici* Davis на *Panicum crus gali*; *Ramularia cirsii* Allesch. на *Cirsium pendulum*; *R. hieracii* Jaap. на *Hieracium umbellatum*; *R. silenes-procumbentis* Karak. на *Silene firma*, *S. foliosa* и *S. vulgaris*, *R. filaris* Fr. на *Senecio vulgaris*; *R. lappulae* Davis на *Lappula lappula*; *R. matricariae* Antokolsk. на *Matricaria inodora* и многие другие.

На старых разнотравно-злаковых залежах массовыми были отдельные виды ржавчинных грибов из родов *Coleosporium*, *Melampsora* и *Puccinia*. Это *Coleosporium pulsatiellae* (Strauss.) Lev., *Melampsora linicathartici* (Buchh.) Kupr., *Aecidium saussureae* Johans., *Puccinia centaureae* DC., *P. gentianae* (Str.) Link, *P. hierochloa* S. Ito, *P. pachycephala* Diet., *P. paludosa* Plowr. и др.

Из группы несовершенных грибов обильными были гифомицеты из родов *Ovularia*, *Cercospora* и *Ramularia*, сильно поражающие надземные части растений. Так, аспекты создавали *Ovularia geranii* Siemaszko на *Geranium oriestemon*; *O. decipiens* Sacc. на *Ranunculus chinensis*; *O. monosporia* (West.) Sacc. на видах *Rumex*; *Cercospora gei* (Fuck.) Jaap. на *Geum aleppicum*; *C. violae* Sacc. на *Viola amurica*; *Ramularia gerani* (West.) Fuck. на *Geranium wlassovianum*; *R. leonuri* Sorokin на *Leonurus sibiricus*; *R. melampyrina* Massal. на *Melampyrum roseum* и многие другие. На молодых и старых залежах выявлено около 150 видов пикнидиальных грибов из класса несовершенных. Широко распространенными и массовыми были *Phyllosticta abramovii* Lavrov на *Setaria viridis*; *Ph. acetosa* Sacc. на видах *Rumex*; *Ph. anceps* Sacc. на *Nasturtium palustre*; *Ph. argentinae* Desm. на видах *Potentilla*; *Ph. batatas* (Thm.) Cke. на *Convolvulus arvensis*; *Ph. bataticola* Ell. et Martin на *Ipomoea sibirica*; *Ph. brassicae* (Curr.) West. на *Arabis pendula*; *Ph. cirsii* Desmaz. и *Ph. pycnocephali* Pass. на *Cirsium arvense*; *Ph. delphinii* Clements на *Delphinium maackianum* var. *ussiriense*; *Ph. erysimi* Westd. на *Erysimum cheiranthoides*; *Ph. exigua* Desmaz. на *Ranunculus repens*; *Ph. galeopsidis* Sacc. на *Galeopsis ladanum*; *Ph. gentianellae* Massalongo на *Gentiana detonsa*, *G. scabra* и *G. squarrosa*; *Ph. hieracii* Allesch. на *Hieracium umbellatum*; *Ph. plantaginis* Sacc. на *Plantago major*; *Ph. sojaecola* Mass. на *Glycine ussuriensis*; *Ph. sonchi* Sacc. на *Sonchus arvensis*;

Septoria agropyri Ell. et Ev. на *Agropyrum repens*; *S. ajugae* Bond. на *Ajuga multiflora*; *S. arabidis* Sacc. на *Arabis pendula*; *S. astericola* Ell. et Ev. на видах *Aster*; *S. calamagrostis* Sacc. на *Calamagrostis epigeios*; *S. chelidonii* Desm. на *Chelidonium majis*, *Serratula coronata* и *Cirsium*; *S. gei* Rob. et Desm. на *Geum aleppicum*; *S. gentianae* Thüm. на видах *Gentiana*; *S. geranii* Rob. et Desm. на *Geranium wlassovianum* и многие другие.

При обследовании растительных группировок Зейско-Буреинской равнины значительно меньше выявлено грибов на видах марей, на растениях злаково-осоковых лугов и совсем мало на болотных растениях. На разнотравно-осоковых лугах наблюдалось обилие ржавчинных грибов — *Puccinia basiporula* Tranz. (I) на *Lilium dahuricum* и *L. distichum*; *P. hemerocallidis* Thüm. (II, III) на *Hemerocallis flava* и *Patrinia scabisaefolia*; *P. iridis* (DC.) Wallr. (II, III) на *Iris kaempferi* и *I. uniflora*; *Xenodochus carbonarius* Schlecht. (II, III) на *Sanguisorba officinalis* и *S. parviflora*. Из других групп часто встречалась *Ascochyta alismatis* Trail. на *Alisma plantago-aquatica*.

В Амурской области многие виды травянистых, древесных и кустарниковых растений были поражены в одинаково сильной степени ржавчинными грибами и мучнистой росой, что характерно для северных районов. Сильное совместное поражение ржавчинными и мучнисторосяными грибами обычно наблюдалось у видов *Salix*, *Potentilla chinensis* и *P. fragarioides*, *Ligularia sibirica* и *L. speciosa*, *Melampyrum roseum*, *Thalictrum minus* и *Th. simplex* var. *amurense*, *Dasyphora fruticosa*, *Rosa dahurica* и *R. acicularis*, *Filipendula palmata*, *Geranium sibiricum*, *Sanguisorba officinalis*, *S. parviflora*, видов *Mentha* и др.

Из наших исследований следует, что грибы-микромицеты в основном развиваются на травянистых растениях. Так, из 677 видов 514 видов — гербофилы, 94 вида — филлофилы и 69 видов — лигнофилы. Наибольшее количество микромицетов собрано на разнотравно-злаковых лугах, в разнотравно-бобовых группировках, в зарослях кустарников с высокотравьем, расположенных на склонах долин, увалов, по падям и в поймах рек; значительное количество грибов-микромицетов выявлено также на новых и старых залежах и в редколесьях, меньше на марях и совсем мало на кочкарниках, злаково-осоковых лугах и среди болотной растительности.

Интересно отметить, что порядок *Pycnidiales* из несовершенных грибов преобладал среди микромицетов как по количеству видов, так и по обилию многих из них — из 476 видов 296 составляют эту группу грибов. Наиболее многочисленны роды *Phyllosticta* и *Septoria*.

На основании наших наблюдений, пикнидиальные, пожалуй, следует отнести к сравнительно холодостойким грибам Представители его развиваются, вызывая пятнистость листьев и усыхание стеблей, а у древесных и кустарниковых растений — усыхание ветвей, и обильно спороносят в прохладную, умеренно влажную или сухую погоду, которая чаще всего бывает во время вегетационного периода во многих районах Амурской области. Этим можно объяснить тот факт, что в Амурской области новыми для микофлоры сельскохозяйственных и других полезных растений Дальнего Востока оказались преимущественно пикнидиальные, а в Приморском крае — гифомицеты — наиболее теплолюбивые их виды.

Литература

Абрамов И. Н. (1931). Грибные болезни соевых бобов на Дальнем Востоке. — Абрамов И. Н. (1938). Болезни сельскохозяйственных растений на Дальнем Востоке. — Абрамов И. Н. (1953). Болезни картофеля на Дальнем Востоке. — Головин П. Н. (1960). Мучнисторосяные грибы, паразитирующие на культурных и полезных диких растениях. — Кравцов Б. И. (1935). Грибные болезни монгольского дуба. Сов. бот., 2. — Купревич В. Ф. и В. Г. Траншель. (1957). Ржавчинные грибы, I. Флора споровых растений, IV. — Лавров Н. Н. (1948). Микофлора хлебных злаков. Тр. Томск. гос. унив., 104, сер. биолог. — Лавров Н. Н. (1951). Микофлора нехлебных злаков. Тр. Томск. гос. унив., 110, сер. биолог. — Любарский Л. В. (1936). О грибных болезнях леса в Зейском и Рухловском районах ДВК. Вестн. ДВФАН СССР, 17. — Сальникова А. Ф. (1957). Болезни капусты и меры борьбы с ними в условиях Дальнего Востока. — Томилин Б. А. (1962). Грибы некоторых фитоценозов Амурской подтайги. Бот. журн., 8. — Траншель В. Г. (1939). Обзор ржавчинных грибов СССР. — Федченко О. А. и Б. А. Федченко. (1906). Список растений Амурской области, собранных преимущественно И. Ф. Крюковым. Бот. журн., 7—8. — Шенников А. П. (1943). О фитоценологических исследованиях шляпочных грибов. Сов. бот., 2. — Kawai K. a. H. Otani. (1931). A provisional list of fungi collected in Southern Sachalien. Transact. Sapporo Natur. Hist. Soc., XI, 4.

Дальневосточный филиал СОАНСССР
Биолого-почвенный институт,
г. Владивосток.

(Получено 27 I 1964).

УДК 581.43 : 581.14 (575)

С. Б. Беспаев

РАЗВИТИЕ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ *ACANTHOPHYLLUM GYPSOPHILOIDES* RGL. В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ

С 4 рисунками

Колючелистник качимовидный *Acanthophyllum gypsophiloides* Rgl. произрастает по мелкогорьям Тянь-Шаня (преимущественно Западного) и Памиро-Алая (Юсупова, 1958). Высокое содержание сапонина (Павлов, 1942; Шалыт, 1951; Чевренидп, 1956) дает возможность отнести его к числу ценнейших технических растений.

Наши нужды в сапонине до сих пор удовлетворяются за счет использования естественных зарослей этого растения. В результате их бессистемной эксплуатации и интенсивного сельскохозяйственного освоения земель природные запасы его ежегодно сокращаются. В связи с этим возникла необходимость введения его в культуру.

Интродукционные работы начаты сравнительно давно (Кудряшев и Михайлова, 1938; Векслер, 1939; Фисюн, 1957; Юсупова, 1958; Закиров и др., 1962). Несмотря на

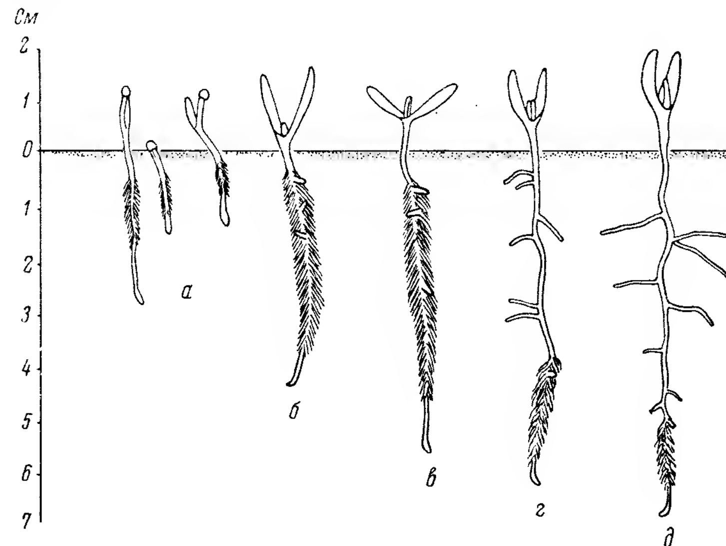


Рис. 1. Проростки колючелистника качимовидного на экспериментальном участке в Алма-Атинском ботаническом саду.

а — 17 марта, *б* — 27 марта, *в* — 7 апреля, *г* — 17 апреля, *д* — 27 апреля.

это, практика до сих пор не располагает достаточно полными данными, которые могли бы послужить научным обоснованием для разработки эффективных способов выращивания этого растения. Этот пробел касается в первую очередь корневой системы.

В настоящей работе кратко освещаются некоторые особенности роста и развития колючелистника в культуре на богаре в Алма-Атинском ботаническом саду (1963 г.). Данные относятся к однолетней культуре.

Методика работы была следующей. Ежедекадно, со дня появления всходов, производилась раскопка и отмывка корневой системы, делались измерения и зарисовки. Средние данные устанавливались по 20—25 экземплярам.

Первое наблюдение было приурочено к периоду массового появления всходов (17 марта). Корневая система в этот период представлена тонким (диаметр 0.04 см) стержневым корнем, длиной 0.5—2.2 см (рис. 1, *а*). Опушение слабое. Гипокотиль утолщен (диаметр 0.15 см), он отличается от стержневого корня слабой зеленоватой окраской. Надземная часть его в большинстве случаев фиолетового цвета.

В конце марта наблюдалось первое усложнение морфологии корневой системы: по длине стержневого корня, достигшего к этому времени в среднем 4 см, насчитывалось от 1 до 5 развивающихся боковых корней (рис. 1, *б*). Начали утолщаться корень и гипокотиль. Продолжала увеличиваться зона корневых волосков.

Последующими тремя наблюдениями (7, 17 и 27 апреля) не удалось обнаружить особых изменений. Продолжались медленный рост корневой системы и появление новых боковых корней (рис. 1, *в*, *г*, *д*). Постепенно утолщались как главный, так и боковые корни. Начиная с 7 мая происходило постепенное уменьшение зоны корневых

волосков стержневого корня (ср. рис. 1, *в* и *г*, *д*). Но за счет появления корневых волосков на боковых корнях начала сильно увеличиваться всасывающая поверхность.

Анализ отмытых корней дал возможность связать появление корней второго порядка с возникновением первой пары настоящих листьев. Ко времени полного развития первой пары настоящих листьев появились корни третьего порядка (рис. 2, *а*). В отношении появления корней более высоких порядков такой закономерности установить не удалось. Это объясняется прежде всего наступлением периода высокого темпа развития. С 7 мая до 7 июня появились корни четвертого порядка (рис. 2, *а*—*г*). Так же быстро развивалась и надземная часть. В течение одного месяца появлялось от 5 до 12 узлов, тогда как развитие первой пары настоящих листьев заняло 40 предыдущих

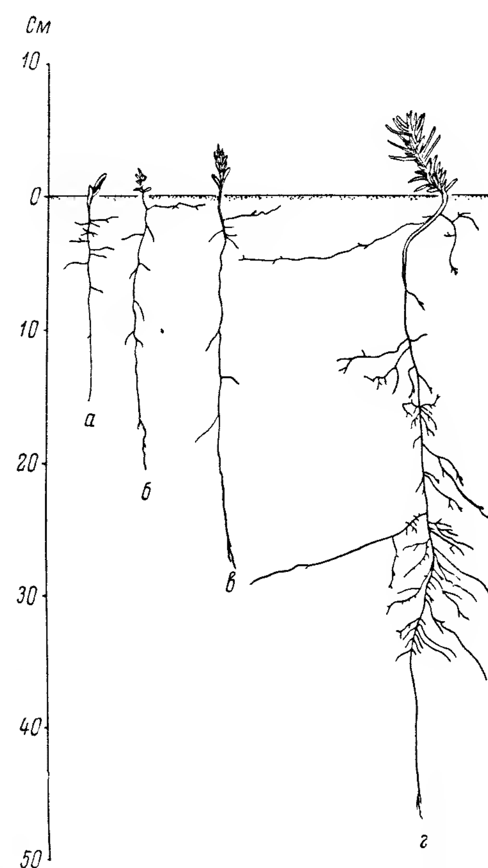


Рис. 2. Колючелистник качимовидный на первом году жизни в культуре в Алма-Атинском ботаническом саду.

а — 7 мая, *б* — 17 мая, *в* — 27 мая, *г* — 7 июня.

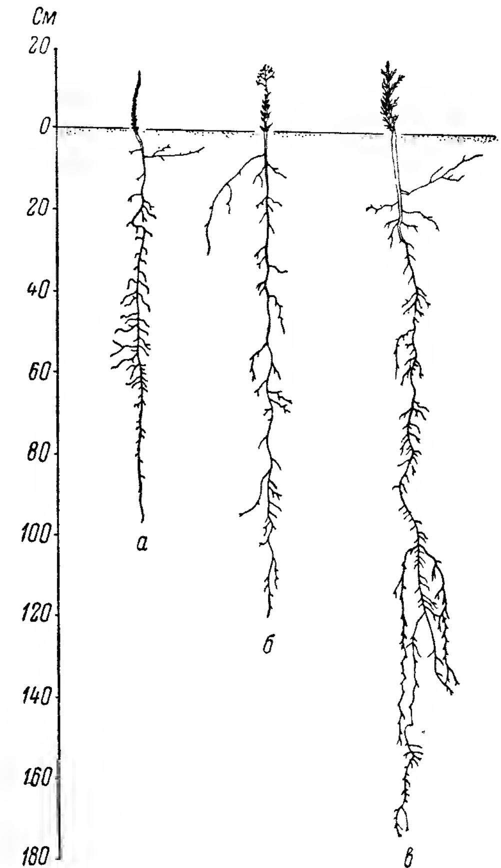


Рис. 3. Колючелистник качимовидный на первом году жизни в культуре в Алма-Атинском ботаническом саду.

а — 17 июня, *б* — 17 августа, *в* — 17 октября.

дней. При таком темпе развития метод подекадной отмывки корня безусловно является недостаточным для установления корреляции между корневой системой и надземной частью.

По наблюдениям 7 июня (рис. 2, *г*), корневая система колючелистника качимовидного имеет следующие особенности. На протяжении свыше 10 см от основания стержневого корня ясно выделяются поперечные кольца, которые характерны для корней взрослых особей. Здесь же наблюдается отмирание боковых корней и втягивание стержневого корня, что можно установить по перемещению семядолей ниже уровня земли. Продолжали развитие лишь 1—3 более мощно развитых боковых корня, которые направлены преимущественно косо вверх. Стержневой корень значительно утолщен (0.2 см у корневой шейки). Как по цвету (песчано-желтому), так и по форме и толщине очень трудно отличить гипокотиль от корня.

Изменения корневой системы за оставшееся время вегетационного периода заключаются в увеличении зоны отпада боковых корней у основания стержневого корня. Молодые деятельные корни приурочиваются к более низким горизонтам почвы и сохраняют способность к интенсивному развитию. Увеличиваются глубина втягивания и диаметр корня (рис. 3). Степень ветвления корневой системы у различных экземпляров может быть различной. В этом большое значение имеет не столько возраст, сколько

условия произрастания растения. С повреждением растущего корня развитие получают боковые корни. При этом увеличивается порядок ветвления, чем и объясняется наличие в разные периоды жизни корневой системы различной сложности (ср. рис. 2 и 3). Описанную 7 июня структуру корневой системы колючелистника качимовидного можно считать характерной для всей остальной части вегетационного сезона.

Рост корня в глубину изображен на рис. 4. Он характеризуется довольно крутой кривой, что говорит о высоких темпах роста. Но крутизна отдельных участков кривой неодинакова, что соответствует различной интенсивности роста в разные периоды вегетационного сезона.

За первую декаду (с 17 до 27 марта) среднесуточный прирост корня составил 0.4 см. В течение следующего месяца рост корня происходил очень медленно, среднесуточный прирост едва достигал 0.1 см. Такой низкий темп роста стержневого корня совпадает с появлением и развитием корней второго порядка.

С 27 апреля интенсивность роста корня сильно увеличилась. Более 1.5 месяца среднесуточный прирост находился на уровне 0.8 см. С середины июня до середины июля среднесуточный прирост достиг максимума (1.7 см). Эти два этапа повышения темпов роста корня совпадают с повышением темпов роста надземной части. После этого в течение одного месяца скорость роста корня снова была снижена (среднесуточный прирост за это время равнялся 0.8 см). Это снижение можно связать с переходом растений в генеративную фазу.

С середины августа до начала октября темпы роста снова повысились. Среднесуточный прирост достиг 1.1 см. В начале октября рост корня резко снизился. Среднесуточный прирост составлял 0.3 см. Таким образом, за вегетационный период у однолетней культуры колючелистника качимовидного можно установить три периода интенсивного роста корневой системы (весенний — связанный с ростом стержневого корня, летний — совпадающий с максимумом роста надземной части, и осенний) и три периода слабого ее роста (весенний — во время развития корней второго порядка, летний — связанный с цветением, и осенний — обусловленный периодом покоя).

Рис. 4. Рост колючелистника качимовидного на первом году жизни в культуре в Алма-Атинском ботаническом саду.

1 — рост надземной части, *2* — рост корня; *по оси ординат* — длина корня и стебля (в см); *по оси абсцисс* — число и месяц наблюдений.

Литература

Векслер Н. Г. (1939). Опыт культуры мыльного корня. СОНАТ, 2—3. — Закиров К. З., С. Х. Чевренидп, И. Н. Мотхин. (1962). Некоторые итоги работ по культуре туркестанского мыльного корня. В сб.: Новые технические культуры Узбекистана. — Кудряшев С. Н., Е. Н. Михайлова. (1938). Мыльный корень. СОНАТ, 4. — Павлов Н. В. (1942). Дикие полезные и технические растения СССР. — Фисюн В. В. (1957). Материалы к изучению туркестанского мыльного корня. Изв. АН КазССР, сер. биолог., 1 (13). — Чевренидп С. Х. (1956). Некоторые вопросы биологии и опыта введения в культуру мыльного корня. Изв. АН УзССР, 12. — Шалыт М. С. (1951). Дикорастущие полезные растения Туркменской ССР. — Юсупова К. Н. (1958). Туркестанский мыльный корень и первые опыты его культивирования. Тр. САГУ, 137, Ботаника, нов. сер., биолог. науки, кн. 33.

Алма-Атинский ботанический сад Академии наук Казахской ССР.

(Получено 26 III 1964).

УДК 581.132 : 582.263

М. В. Чулановская

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ КОЭФФИЦИЕНТ У *CHLORELLA* В УСЛОВИЯХ РАЗЛИЧНОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ

Величина фотосинтетического коэффициента, т. е. отношения объемных или молярных количеств выделенного при фотосинтезе кислорода и поглощенной углекислоты $\left(\text{ФК} = \frac{+O_2}{-CO_2}\right)$, зависит от степени восстановленности продуктов фотосинтеза. При образовании углеводов число молей выделенного кислорода равно числу молей поглощенной углекислоты и ФК=1. Если в результате фотосинтеза образуются более восстановленные продукты, чем углеводы (например, жиры), то кислород в меньшем количестве расходуется на синтетические процессы и в большем количестве выделяется, приводя к увеличению фотосинтетического коэффициента (ФК > 1). Если, наоборот, при фотосинтезе образуются более окисленные продукты (например, органические кислоты), то количество выделенного кислорода меньше и ФК < 1.

Когда измерения фотосинтетического коэффициента проводят на высечках листьев высших растений, инфильтрированных нитратами, или на одноклеточных водорослях в среде с нитратами, то процесс усложняется тем, что в синтез включаются содержащие азот соединения. На свету редукция нитратов сопровождается выделением кислорода (Warburg u. Negelein, 1920), что приводит к значительному увеличению ФК. Так, по данным Крамера и Майерса (Cramer a. Myers, 1948), фотосинтетический коэффициент у хлореллы в присутствии нитратов равнялся 1.47, а на солях аммония — 1.06. (Эти величины получаются при пересчете данных Крамера и Майерса, если принять, что ФК — отношение $\frac{+O_2}{-CO_2}$, а не обратное)[1]. Существует мнение, что редукция нитратов тесно связана с фотосинтезом (Myers, 1949; Воскресенская, 1951, 1963).

Значение фотосинтетического коэффициента используют как показатель относительной интенсивности ассимиляции углерода и азота $-\frac{C}{N}$[1], при изменении интенсивности света, добавления глюкозы, помещении объекта в условия дефицита азота меняется интенсивность ассимиляции нитратов, а следовательно, и ФК.

Отклонение ФК от единицы отмечено также у суккулентных растений (Рабинович, 1951) и в течение индукционного периода (Костычев, 1921). Значительное отклонение фотосинтетического коэффициента от единицы (ФК≈3) наряду со снижением интенсивности фотосинтеза наблюдалось у клеток хлореллы в период созревания, предшествующий делению (Nihei и др., 1954).

Перечисленными работами почти исчерпываются сведения об отклонениях величины ФК от 1, поэтому считается, что обычно величина этого коэффициента постоянна и близка к единице. Об этом свидетельствуют немногочисленные данные, собранные В. Н. Любименко (1935) и Рабиновичем (1951). Равенство фотосинтетического коэффициента единице многими считается доказательством того, что основными устойчивыми продуктами фотосинтеза являются углеводы (Рабинович, 1951). Однако равенство ФК единице не исключает возможности образования при фотосинтезе нескольких продуктов с различной степенью восстановленности, так как может свидетельствовать лишь о том, что средний уровень восстановленности этих веществ такой же, как у углеводов (Таусон, 1947).

В последние десятилетия с помощью меченых атомов с несомненностью доказаны различия в распределении поглощенного при фотосинтезе углерода (C^{14}) в зависимости от условий ассимиляции CO_2. Так, например, в работе Т. А. Глаголевой, Н. С. Мамушиной и О. В. Заленского (1965) показано на хлорелле значительное изменение в распределении поглощенного при фотосинтезе углерода (C^{14}) в зависимости от температурных условий. Такие данные позволяют предполагать возможность отклонений ФК от единицы при различных экспериментальных воздействиях.

В связи с этим в нашей работе была предпринята попытка выяснить, не влияют ли эти изменения метаболизма C^{14} на величину ФК и, соответственно, нельзя ли использовать измерения ФК как быстрый метод обнаружения изменений в метаболизме. Более конкретно задача была сформулирована так: определить, влияют ли изменения температуры на величину ФК у хлореллы. Исследовалось действие и последействие температуры.

Объектом опытов служила *Chlorella pyrenoidosa* Chick., штамм 82 (номер по каталогу ЛГУ-4); использовался тот же штамм хлореллы, что и в работе Глаголевой, Мамушиной и Заленского.

Фотосинтетический коэффициент определялся манометрически непрямым методом Варбурга. Как известно, в основе этого метода лежит использование различий в растворимости O_2 и CO_2. Газообмен O_2 и CO_2 определяется по показаниям манометров

[1] В ряде работ фотосинтетический коэффициент выражается обратным отношением $\left(\text{ФК} = \frac{-CO_2}{+O_2}\right)$.

двух манометрических сосудиков с одинаковой пробой растительного материала и разным объемом жидкой фазы — V_f. Подробное описание этого метода можно найти в работе Варбурга (Warburg, 1924), а также в методических руководствах Умбрейта с сотрудниками (1951), О. А. Семихатовой и М. В. Чулановской (1965).

В условиях наших опытов использовались две пары манометрических сосудиков объемом около 45 мл при V_f, равном 20 мл и 5 мл. Число клеток хлореллы в каждом сосудике равнялось 300 млн. Таким образом, плотность суспензии в опыте была 15 и 60 млн клеток в 1 мл. Как было установлено ранее, при такой плотности суспензии клетки не затеняют друг друга. Для опытов была взята равномерная, частично синхронизированная культура хлореллы, растущая при 12-часовом ежесуточном освещении люминесцентными лампами и температуре 20 и 30°. Интенсивность света при выращивании хлореллы и определении фотосинтеза равнялась 10 тыс. лк. При выращивании хлореллы использовалась культуральная среда следующего состава (в г/л): KNO_3 — 1.444; KH_2PO_4 — 0.156; $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ — 0.100; $CaSO_4 \cdot 2H_2O$ — 0.01; в мг/л: $CuSO_4 \cdot 5H_2O$ — 0.01; $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ — 0.04; $MnSO_4 \cdot 7H_2O$ — 1.00; H_3BO_3 — 1.62; $(NH_4)_6Mo_7O_{24}$ — 0.50; $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ — 2.6; ЕДТА — 10.

Для определения фотосинтетического коэффициента суспензия хлореллы центрифугировалась, промывалась и плотный осадок клеток ресуспендировался в свежей культуральной среде того же состава, но лишенной азота. В предварительных опытах было найдено, что ФК у хлореллы данного штамма, суспендированной в культуральной среде с нитратами, равен 1.35. Чтобы исключить влияние нитратов на величину ФК, в последующих опытах использовалась среда без нитратов. Поскольку опыты были относительно кратковременными, мы сочли возможным полностью исключить азот из культуральной среды на время определения фотосинтеза (2—4 часа). Использование аммонийных солей без регулирования pH нежелательно, так как эти соли физиологически кислые, а мочевину как источник азота нельзя брать в вариантах с повышенной температурой, потому что она разлагается и возможно аммиачное отравление (Пиневич и др., 1961).

Перед началом опыта воздушная фаза манометрических сосудиков обогащалась методом продувания углекислотой (5% CO_2 в воздухе). Насыщение жидкой фазы углекислотой и достижение состояния динамического газового равновесия в условиях наших опытов при V_f=5 мл завершалось за 15 мин. и при V_f=20 мл — за 1 час. Все это время производилось качание манометров с сосудиками в горизонтальной плоскости со скоростью 60 качаний в мин. Насыщение жидкой фазы углекислотой велось в темноте; свет включался за 5 мин. до отметки нулевой точки. Показания манометров отмечались через каждые 30 мин. Газообмен O_2 и CO_2 при фотосинтезе и ФК вычислялись на основании средних значений для двух пар сосудиков за 5—8 последовательных промежутков времени. Таким образом, интенсивность газообмена O_2 и CO_2 получалась как среднее значение из нескольких параллельных и последовательных определений. Для большинства температурных точек опыты повторялись 2 раза.

Поскольку pH используемой среды было около 5, ретенция углекислоты (ее химическое связывание с образованием бикарбоната) исключалась, т. е. вся CO_2, рассчитанная как поглощенная, действительно использовалась при фотосинтезе (Умбрейт и др., 1951).

При вычислении газообмена O_2 и CO_2 при фотосинтезе поправка на дыхание не вводилась. Дыхание у исследуемого штамма хлореллы в условиях наших опытов в 20—30 раз слабее фотосинтеза по интенсивности. Дыхательный коэффициент близок к единице (0.95). В опытах изучалось действие и последействие температуры на газообмен O_2 и CO_2 и, соответственно, на величину ФК.

Чтобы оценить, реальны ли различия ФК в разных температурных вариантах, приведем подробный анализ одного из опытов с целью определения величины ошибки (табл. 1). Это тем более важно, что до сих пор многие еще склонны преувеличивать точность манометрического метода. В табл. 1 дан дифференциальный расчет фотосинтетического коэффициента за каждый последовательный 30-минутный интервал времени в течение всего опыта. Расчеты ФК производились на основании данных по газообмену для различных сочетаний сосудиков: №№ 3 и 12, 6 и 10, 3 и 10, 6 и 12. Таким образом, получилось 4 ряда величин ФК, на основании которых можно было судить о разбросе значений ФК. Из 20 значений вычислялась средняя величина ФК. Она оказалась равной 1.05 при среднем разбросе $\pm$0.06. Ошибка, определенная как простое среднее отклонение, равнялась 12% ($\pm$6%).

Результаты определений газообмена O_2 и CO_2 при фотосинтезе в зависимости от температуры и значения ФК представлены в табл. 2.

Если сравнить приведенные в табл. 2 результаты исследований температурной зависимости фотосинтеза хлореллы с аналогичными данными, полученными нами на том же штамме ранее (Далецкая и Чулановская, 1964), то бросается в глаза прежде всего тот факт, что интенсивность фотосинтеза в расчете на определенное количество клеток (1 млн) в данной работе более низкая. По-видимому, это можно объяснить тем, что на использованной нами культуральной среде, разбавленной в сравнении с использованной ранее средой Тамийя, клетки хлореллы получаются более мелкими. Кроме того, в опытах данной серии, в отличие от прежних, не наблюдалось снижение интенсивности фотосинтеза при температуре 40° для клеток хлореллы, выращенных при 20°. В данной работе мы можем судить о действии неповреждающей фотосинтез температуры на величину ФК. Действие повреждающей температуры выходит за пределы задач нашего исследования и должно быть предметом специального изучения. Некоторые работы (Чесноков и др., 1964) свидетельствуют о том, что отдельные частные реак-

ТАБЛИЦА 1

Расчет величины ошибки опыта при определении фотосинтетического коэффициента

Время	$ФК^{I}$	Отклонение от среднего	$ФК^{II}$	Отклонение от среднего	$ФК^{III}$	Отклонение от среднего	$ФК^{IV}$	Отклонение от среднего
14.55	1.20	+0.15	1.01	−0.04	1.09	+0.04	1.04	−0.01
15.25	1.07	+0.02	0.95	−0.10	1.00	−0.05	0.98	−0.07
15.55	1.27	+0.22	0.99	−0.06	1.15	+0.10	1.02	−0.03
16.25	1.06	+0.01	0.97	−0.08	1.07	+0.02	0.97	−0.08
16.55	1.07	+0.02	1.02	−0.03	1.02	−0.03	1.09	+0.04

$$ФК_{средний} = 1.05; \quad \text{среднее отклонение} = 0.06.$$

$$\text{Ошибка} = \frac{0.06 \cdot 100}{1.05} \approx \pm 6\% = 12\%.$$

ТАБЛИЦА 2

Газообмен O_2 и CO_2 при фотосинтезе и значения фотосинтетического коэффициента у хлореллы при разной температуре в безазотистой среде

Температура опыта (°C)	Выращивание при 20°: интенсивность фотосинтеза в час, мм³ O_2 на млн клеток	Выращивание при 20°: интенсивность фотосинтеза в час, мм³ O_2 на мг сухого веса	Выращивание при 20°: интенсивность фотосинтеза в час, мм³ CO_2 на млн клеток	Выращивание при 20°: ФК	Выращивание при 30°: интенсивность фотосинтеза в час на млн клеток, мм³ O_2	Выращивание при 30°: интенсивность фотосинтеза в час на млн клеток, мм³ CO_2	Выращивание при 30°: ФК
10	0.480	62	0.418	1.15±0.07	—	—	—
20	1.054	121	1.027	1.04±0.06	0.340	0.294	1.16±0.07
30	1.347	206	1.252	1.08±0.06	0.803	0.709	1.13±0.07
40	1.426	210	1.327	1.08±0.06	0.789	0.696	1.13±0.07
42.5	—	—	—	—	0.689	0.650	1.06±0.06

ции фотосинтеза повреждаются при разной температуре. В связи с этим, по-видимому, будет интересно выяснить, меняется ли ФК при супероптимальной температуре.

Вернемся к данным табл. 2. Как следует из этих данных, разница в значениях ФК между вариантами лежит в пределах ошибки опыта. Поэтому можно сказать, что, несмотря на большие различия в интенсивности фотосинтеза в зависимости от температуры опыта и температурных условий при выращивании хлореллы, фотосинтетический коэффициент постоянен и близок к единице. По-видимому, газообмен O_2 и CO_2 хорошо сбалансирован в растительной клетке.

Майерс (Myers, 1946) измерял газообмен O_2 и CO_2 у хлореллы, выращенной при разной интенсивности освещения, и также не наблюдал изменений в величине ФК. В работе японских исследователей (Nihei и др., 1954), как уже указывалось, наблюдалось значительное увеличение ФК в период созревания клеток хлореллы, предшествующий делению. Остается, однако, непонятным, почему приведенная в этой работе кривая интенсивности фотосинтеза, полученная для клеток разного возраста, обратна кривой накопления сухого веса.

Интересно, что в упомянутой выше работе Глаголевой, Мамушиной и Заленского (1965) отмечены существенные различия в характере распределения C^{14} при фотосинтезе хлореллы, выращенной при 22°, в зависимости от последействия температуры 22 и 35°. В этой работе 5-часовое воздействие различной температурой использовалось как способ изменить темновой (дыхательный) обмен. Далее исследовалось, как эти изменения сказываются на последующем фотосинтезе. Последействие различной температуры оказалось недолговременным: сдвиги метаболизма были наиболее значительными в первые 30 мин. после окончания температурного воздействия, потом постепенно уменьшались и, наконец, сходили на нет. При этом химический состав клеток в целом не подвергался значительным изменениям. Интенсивность фотосинтеза, измеренная в том же опыте радиометрическим методом, оставалась одинаковой в обоих вариантах. На основании этих данных авторы высказали предположение, что такое

температурное воздействие вызвало изменение относительных скоростей отдельных реакций в процессе фотосинтеза и не затронуло «путь углерода» в целом.

Согласно нашим данным, полученным манометрическим методом в опытах, поставленных одновременно с опытами Т. А. Глаголевой, Н. С. Мамушиной и О. В. Заленского, даже прямое действие температуры 22 и 35° не вызывает существенных различий в интенсивности фотосинтеза у хлореллы, выращенной при 20°. При расширении диапазона температур наблюдается разница в интенсивности фотосинтеза, однако обмен обоих газов (O_2 и CO_2) меняется при этом однозначно, поэтому изменения температуры не влияют на величину фотосинтетического коэффициента.

Значительные отклонения величины ФК от единицы давали бы возможность предположить существенное изменение степени восстановленности продуктов фотосинтеза (например, если бы углеводный обмен сменился на жировой). Однако и в этих случаях величина ФК может служить лишь для ориентировочных суждений о направленности метаболизма.

Приношу глубокую благодарность О. В. Заленскому за руководство настоящей работой и О. А. Семихатовой за помощь в овладении теорией и практикой манометрии и постоянные консультации.

Литература

Воскресенская Н. П. (1951). О восстановлении нитратов в листьях при различных условиях освещения. ДАН СССР, 79, 1. — Воскресенская Н. П. (1963). Фотосинтетическая деятельность зеленого растения при различном спектральном составе света. Автореф. докт. диссерт. ИФР. М. — Глаголева Т. А., Н. С. Мамушина и О. В. Заленский. (1965). Последействие температуры на метаболизм углерода C^{14} у *Chlorella pyrenoidosa* Chick. Бот. журн., 4. — Далецкая И. А. и М. В. Чулановская. (1964). Влияние температуры на рост и фотосинтез хлореллы. Бот. журн., 8. — (Костычев С. П.) Kostytschew S. (1921). Studien über Photosynthese. Das Verhältnis CO_2/O_2 bei der Kohlensäureassimilation. Ber. Deutsch. bot. Ges., 39 : 319—328. — Любименко В. Н. (1935). Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. — Пиневич В. В., Н. Н. Верзилин и Ю. И. Маслов. (1961). Влияние различных источников азота на рост и накопление массы у *Chlorella pyrenoidosa*. Вестн. ЛГУ, 9, сер. биолог., 2. — Рабинович Е. (1951—1953). Фотосинтез. 1 (1951), 2 (1953). ИЛ. — Семихатова О. А. и М. В. Чулановская. (1965). Манометрические методы изучения дыхания и фотосинтеза растений. — Таусон В. О. (1947). О продуктах фото- и хемосинтеза. Изв. АН СССР, сер. биолог., 3. — Умбрейт В. В., Р. Х. Буррис и Дж. Ф. Штауффер. (1951). Манометрические методы изучения тканевого обмена. ИЛ. — Чесноков В. А., Г. Рахимов, Т. М. Бушуева, Н. В. Новикова. (1964). Влияние прогрева листьев на фотосинтез и активность изолированных хлоропластов. Вестн. ЛГУ, 15, сер. биолог., 3. — Cramer C. a. J. Myers. (1948). Nitrate reduction and assimilation in *Chlorella*. J. Gener. Physiol., 32, 1. — Myers J. (1946). Culture conditions and the development of the photosynthetic mechanism. IV. Influence of light intensity on photosynthetic characteristics of *Chlorella*. J. Gener. Physiol., 29, 6. — Myers J. (1949). The pattern of photosynthesis in *Chlorella*. In «Photosynthesis in plants». — Myers J. a. M. Cramer. (1948). Metabolic conditions in *Chlorella*. J. Gener. Physiol., 32, 1. — Nihei T., T. Sasa, S. Miyachi, K. Suzuki a H. Tamiya. (1954). Change of photosynthetic activity of *Chlorella* cells during the course of their normal life cycle. Arch. Microbiol., 21,1. — Warburg O. (1924). Verbesserte Methode zur Messung der Atmung und Glycolyse. Biochem. Z., 152, 1/2. — Warburg O. u. E. Negelein. (1920). Über die Reduktion der Salpetersäure in grünen Zellen. Biochem. Z., 110, 66.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 18 VI 1965).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 582

О. Л. Лыпа. Систематика вищих рослин. Изд. «Радяньска школа», Киев, 1964, 324 стр., 185 рис. (На украинском языке).

В 1964 г. вышел в свет учебник по систематике высших растений, написанный профессором Киевского университета А. Л. Лыпой, читающим этот курс в течение многих лет. Это первый оригинальный учебник на данную тему на украинском языке. Создание учебников для высшей школы является задачей не только почетной, но и весьма трудной и ответственной. Учебник должен отразить прежде всего современный уровень науки в данной области и соответствовать утвержденной программе. Нужно, чтобы язык его был по возможности лаконичным, четким, изложение предмета — логическим и последовательным. Рецензируемый учебник отвечает указанным требованиям.

В учебных планах университетов и педагогических институтов, для которых написан учебник, систематика растений занимает видное место. Ее изучение должно способствовать формированию у студента диалектико-материалистического мировоззрения, возбуждать интерес к познанию флоры, путей ее развития и использования человеком. Автор хорошо представляет себе эти задачи и ясно их освещает.

С большим интересом читаются общие вводные главы и разделы данного руководства (стр. 5—40), освещающие историю развития систематики, ее современные задачи, связь со смежными дисциплинами и с практикой. Эти разделы с успехом будут использованы не только при прохождении общего курса систематики, но также при чтении специальных курсов.

Впервые при периодизации истории систематики растений автором выделен так называемый утилитарный период (стр. 16—20), предшествовавший периоду искусственных систем. Другие периоды (искусственной, естественной и филогенетической систематики) даны в более четкой, нежели обычно, хронологической последовательности и также широко освещены (стр. 20—40).

В этих разделах имеется критический обзор важнейших филогенетических систем советских и зарубежных авторов. Указаны принципы, положенные в основу каждой из рассматриваемых систем, приведены графические схемы главнейших современных систем, отмечены их достоинства и недостатки. Следует указать, что эти важные разделы во многих изданных у нас учебниках или вовсе отсутствуют, или часто изложены крайне схематично, а иногда и просто небрежно.

Достаточно полно и современно освещены в рецензируемом учебнике вопросы филогении высших растений. Сведения о происхождении и путях эволюции каждой крупной систематической категории (отдела) сообщаются автором после рассмотрения общих данных об этом отделе. Это, с нашей точки зрения, является более правильным, чем изложение всего этого обширного и сложного материала в общей заключительной главе.

Четко и доходчиво излагаются методы систематики. Это в известной степени восполняет отсутствие у студентов прекрасной книги М. А. Розановой, сделавшейся уже давно библиографической редкостью. Автор не ограничился лишь изложением трудов Розановой. Он сообщает и о самых новых методах, используемых систематикой, в частности, о новейшем методе изучения естественной радиоактивности растений. Оказалось, что радиоактивность растений, находящихся на различных ступенях эволюционного развития, различна. Это дает основание предполагать, что между естественной радиоактивностью и систематическим положением отдельных групп имеется определенная зависимость.

Заслугой автора является то, что он в своей книге упорядочил номенклатуру таксонов в соответствии с международными правилами. И в украинских названиях таксонов окончания сведены в определенную систему там, где это было возможно.

Чтобы помочь студенту и начинающему преподавателю правильно произносить по-латыни названия растений и различных таксонов, в тексте всюду поставлены ударения.

Положительной оценки заслуживает стремление автора отразить в учебнике особенности флоры и растительности Украины. Это повышает ценность книги как

пособия для студентов, деятельность которых будет в первую очередь связана с территорией данной республики. Автор весьма часто, говоря о том или ином растении, указывает и на его географическое распространение в пределах Украины. Значительное место отведено рассмотрению полезных растений.

Поскольку учебник написан дендрологом, естественно, что особое внимание уделено древесным породам. Так и должно быть: учебник, отвечая принятым программам, может в допустимой степени отражать научные интересы и устремления автора. Это придает труду определенную самобытность и оригинальность.

Остановимся на некоторых недостатках учебника.

Вызывает сожаление отсутствие в конце книги алфавитного указателя украинских и латинских названий растений.

После краткого очерка о роли растений в природе и в жизни человека (стр. 9—10) следовало бы больше подчеркнуть практическое значение высших растений (в первую очередь покрытосемянных). Надо было бы также вспомнить об эстетическом значении высших растений, о роли их в формировании противоэрозионных, полезащитных и водоохранных группировок.

Не совсем четко проведена грань между утилитарной и искусственной систематикой (стр. 18—20). Нужно было бы строже руководствоваться единственным критерием, гласящим, что утилитарная систематика в основу кладет лишь полезные для человека свойства растений. Однако автор к принципам этой систематики относит и размещение растений в алфавитном порядке или по случайно замеченным внешним признакам (стр. 19).

Когда речь идет о том, что Линней не разделял полностью господствующих взглядов на неизменность видов (стр. 23), следовало бы уточнить, что такое воззрение возникло у него в конце жизни. Отмечая заслуги Линнея в обосновании и введении бинарной номенклатуры в систематику (стр. 24), следовало бы указать, что первые попытки подойти к бинарной номенклатуре были сделаны Ривиниусом и Каспаром Баугини. В главе о методах систематики (в разделе об анатомическом методе — стр. 42) надо было показать эволюцию стелы. Было бы интересно упомянуть о некоторых перспективах использования биофизики при решении филогенетических задач. Наконец, следовало бы дать более широкое представление о методах экспериментальной систематики, об использовании достижений современной генетики при решении общих и частных вопросов систематики.

В разделе о становлении тела высших растений недостаточно полно охарактеризовано представление о талломе и филлоидах в духе учения А. Л. Тахтаджяна. В общей характеристике покрытосемянных (стр. 136—137) надо было бы дать более развернутый обзор их морфологических черт и особенностей.

В частности, следовало бы остановиться на признаках строения андроцея и гинецея, микро- и макроспорогенезе, образовании семени и плода. Недостаточно подчеркнута большая экологическая пластичность покрытосемянных, давшая им возможность приспособиться к разнообразным условиям жизни.

Изложение фактического материала по порядкам и семействам покрытосемянных (стр. 142—310) в общем довольно полное и равномерное, хотя и несколько превышает требования программ по ботанике для университетов и пединститутов. Это, по нашему мнению, является достоинством учебника. Положительной чертой раздела о цветковых я считаю также стремление автора всюду, где это было возможно, показать на конкретных примерах филогенетические связи между отдельными порядками. Отказ автора от деления цветковых на группы свободнолепестных и спайнолепестных, однопокровных и вторичнопокровных правилен.

Книга со вкусом оформлена, напечатана на хорошей белой бумаге с художественно исполненными заставками, четкими штриховыми и тоновыми рисунками, 8 цветными вставками, в плотном ледериновом переплете с четким тиснением. Многие рисунки и схемы циклов развития архегониат являются новыми для учебников.

Следовало бы и для иллюстрации цветковых смелее использовать новые рисунки, так как многие иллюстрации являются «переходящими»: они перепечатываются из учебника в учебник.

Текст книги и ее общая структура в известной степени оригинальны. Книга в целом написана компактно и четко; изложение материала последовательное и доходчивое. Мало опечаток, хотя кое-где они имеются. Например, на стр. 34 в графическом изображении системы цветковых по Бэсси («опунция Бэсси») на одном из ответвлений вместо *Cactales* написано *Castales*; в филогенетической схеме Гроссгейма (стр. 38) вместо *Sarraceniales* — *Sarracemales*. Имеются некоторые неточности и в формулах цветков, иногда формулы помещены не под соответствующим им рисунком.

Досадная ошибка имеется на стр. 295; здесь утверждается, что кукуруза является двудомным растением. На стр. 285 сказано, что зародыш у осоковых окружает эндосперм, а на стр. 283 правильно указывается, что зародыш у осоковых окружен эндоспермом.

Отмеченные ошибки, опечатки и другие погрешности и неточности могут быть легко исправлены при переиздании книги.

Повторяем, что рецензируемый учебник, несмотря на отдельные недочеты, является хорошим руководством для студентов.

А. Л. Бельгард.

Днепропетровский государственный университет.

(Получено 26 VII 1965).

ОТ РЕДАКЦИИ

Наряду с публикуемой выше рецензией проф. А. Л. Бельгарда, редакцией получена рецензия на ту же книгу проф. С. А. Шостаковского. В отличие от первого рецензента Шостаковский дает учебнику А. Л. Лыпы резко отрицательную оценку и при рассмотрении его сосредоточивает внимание почти всецело на имеющихся в нем недостатках. В частности, рецензент указывает на значительное количество погрешностей, допущенных автором в характеристиках отдельных групп растений (сложноцветные, трубкоцветные и др.); на отсутствие указаний на некоторые растения, имеющие большое значение для студентов, изучающих систематику, и, наоборот, перегруженность текста примерами многочисленных видов отдельных родов, без приведения которых можно было бы обойтись. Большой ошибкой автора Шостаковский считает использование им системы покрытосемянных, предложенной А. А. Гроссгеймом. По его мнению, следовало бы излагать материал по системе Н. А. Буша или А. Л. Тахтаджяна. Мы согласны с рецензентом, что система Гроссгейма осталась недоработанной и едва ли имеет такие преимущества перед другими системами, которые заставляли бы считать ее наилучшей основой для изложения данных о систематике цветковых растений. Кроме того, эта система неприемлема в чисто формальном отношении (применение окончаний «phyta» в названиях крупных подразделений покрытосемянных). Вместе с тем мы вынуждены заметить, что следование той или иной из предложенных систем покрытосемянных все же зависит от личной точки зрения автора учебника и не может быть декретировано кем-либо.

Справедливо указание С. А. Шостаковского на значительное количество опечаток и других частных погрешностей в рецензируемой книге. Независимо от того, по чьей вине возникли эти погрешности, наличие их в учебнике представляет весьма досадное явление. Несомненно, что при более тщательном просмотре рукописи до опубликования многие погрешности могли бы быть устранены и соответствующих упреков не возникло бы. Что же касается общего вывода С. А. Шостаковского о «полной непригодности учебника А. Л. Лыпы для студентов», то согласиться с ним редакция «Ботанического журнала» не может. К такому же выводу пришли и участники общественного обсуждения учебника А. Л. Лыпы, проведенного в конце 1964 г. в Украинском отделении Всесоюзного ботанического общества.

(Получено 26 VII 1965).

УДК 019.941 : 577.49

Календари природы северо-запада СССР 1939—1960 гг. Гидрометиздат, Л., 1965, 71 стр.

Фенологический ежегодник за 1961 г. Европейская территория СССР. Гидрометиздат, Л., 1965, 156 стр.

Фенологический сектор Географического общества СССР организовал на территории страны 3500 фенологических пунктов, в которых изо дня в день ведутся наблюдения многочисленными добровольцами. Начало организации этой сети было положено в 1848 г. членом Общества В. С. Порошиным. Первые результаты наблюдений на 120 пунктах за 1851 г. были опубликованы в 1854 г. Затем фенологические ежегодники, инициатива издания которых принадлежит А. И. Воейкову, печатались Метеорологической комиссией Географического общества в течение 1885—1895 гг.

С 1924 по 1938 г. фенологические обзоры печатались краеведческими организациями. Сводные фенологические материалы за 1924—1938 гг. были опубликованы А. А. Щиголевым и А. П. Шиманюком в книге «Сезонное развитие природы европейской части СССР» (1949 г.).

Едва ли следует говорить здесь о необходимости вести фенологические наблюдения и публиковать результаты их: автор предисловий к обеим рецензируемым книгам, Г. Э. Шульц, и автор вводной статьи («Фенология и вопросы охраны природы») к «Календарям природы», М. А. Родионов, прекрасно, коротко и ясно, изложили эти вопросы. Не подлежит никакому сомнению, что эти сводки необходимы для работников сельского, лесного и городского хозяйства, для лиц, работающих в области курортологии и, конечно, для всех исследователей природных явлений, особенно их ритмики. М. А. Родионов прекрасно показал, что фенологические наблюдения, являющиеся обязательными для школьников, могут значительно содействовать развитию кругозора учащихся и воспитанию людей, бережно относящихся к природе.

«Календари природы северо-запада СССР 1939—1960 гг.» обнимают огромное пространство — от Литовской ССР на западе до Коми АССР на востоке и Мурманской области на севере. Фенологические даты даются в них по 34 наблюдательным пунктам, для большинства за каждый год, а для некоторых, где сроки наблюдений были меньше и разными, приводятся средние даты или указаны ранние и поздние даты различных явлений. К сожалению, не все станции вели наблюдения с одинаковой подробностью

(наибольшее количество явлений — 149 — регистрировалось в парке Лесотехнической академии в Ленинграде).

Два только что указанных обстоятельства можно было бы отнести к недостаткам календарей.

Однако и сообщаемый в них материал позволяет узнать (а при желании и сравнить) ритмику фенологических явлений в живой и мертвой природе в каждом из пунктов наблюдений, а также сопоставить данные различных пунктов. То же самое можно узнать в отношении некоторых сельскохозяйственных работ.

Календари эти представляют несомненно большую ценность для всех любителей природы, работников сельского, лесного и городского хозяйства, для организаций и лиц, ведущих заготовку плодов диких растений, для охотничьих хозяйств, охотников и рыболовов.

Фенологический ежегодник за 1961 г. по европейской территории СССР дает сведения для всех областей СССР по 471 пунктам наблюдений. При этом сообщаются даты многих фенологических фаз для 69 видов диких и культурных растений, 25 видов животных, для 16 гидрометеорологических явлений и 27 видов хозяйственных работ. В Ежегоднике даны картосхемы колошения и восковой спелости озимой пшеницы и зеленения березы за 1961 г., сопровождаемые небольшим текстом. В конце Ежегодника помещены список пунктов наблюдений, фамилии и инициалы добровольных наблюдателей, кому мы обязаны сбором фактических данных.

Выпуск этого Ежегодника подготовлен С. В. Щеголевой.

Все сведения даются последовательно для весны, разделенной на 4 периода (снеготаяние, оживление весны, разгар весны, предлетие); для 3 периодов лета (начало лета, полное лето, спад лета); для 4 периодов осени (начало осени, золотая осень, глубокая осень, предзимье). Данные эти, как и сведения в «Календарях природы», несомненно представляют большую ценность.

Остается пожелать Фенологическому сектору Географического общества СССР, чтобы последующие фенологические ежегодники выпускались возможно быстрее вслед за каждым истекшим годом, и чтобы они охватывали всю территорию СССР. Они приобретут тогда еще бо́льшую актуальность. Нужно думать, что само Географическое общество, Ботанический и Зоологический институты Академии наук СССР и Ленинградское отделение Общества охраны природы найдут пути к быстрейшему опубликованию фенологических ежегодников за следующие годы.

С. Я. Соколов.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 12 VII 1965).

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 : 581.2 : 632

ПАМЯТИ ИСААКА ГРИГОРЬЕВИЧА БЕЙЛИНА

(1883—1965)

9 марта 1965 г. в Москве скоропостижно скончался известный в области защиты растений доктор биологических наук профессор Исаак Григорьевич Бейлин. Около 50 лет своей трудовой и творческой жизни он отдал служению науке о болезнях растений и мерах борьбы с ними — фитопатологии.

И. Г. Бейлин родился 9 V 1883 в г. Прилуки бывшей Полтавской губ. Высшее образование получил в Казанском университете, где окончил в 1913 г. естественное отделение Физико-математического факультета по разделу ботаники. В университете он учился у акад. Б. А. Келлера. По окончании университета непродолжительное время работал в Казани по изучению лугов, а затем стал специализироваться по фитопатологии и с 1916 г. целиком посвятил себя этой науке.

Длительное время И. Г. работал на Воронежской станции защиты растений (1915—1921 гг.), сначала научным сотрудником, а с 1918 г. в должности заведующего. В 1921 г. он организовал фитопатологический отдел Воронежской областной опытной станции в Губареве, которым заведовал до 1930 г. Наряду с организационной работой по созданию станции защиты растений, а позднее фитопатологического отдела, И. Г. развернул большие исследования по болезням подсолнечника, вызываемым главным образом цветковыми паразитами, а также по ржавчине пшеницы, овса и других зерновых культур. Им проведено обследование поражаемости подсолнечника заразихой в Воронежской области (1927 г.), изучение биологических особенностей цветковых паразитов, корончатой ржавчины овса и ржавчины пшеницы. При этом основное внимание он уделял изучению эпифитотий, выявлению факторов, способствующих их возникновению и распространению болезней, и разработке системы мероприятий по их предупреждению. При обследовании он выявил основные очаги и пути распространения заразихи на подсолнечнике и обнаружил в Воронежской обл. устойчивый к заразихе местный сорт подсолнечника. Это имело большое значение в повышении урожайности данной культуры. По материалам исследований, проведенных в Воронеже, им опубликовано 15 работ; его работы по эпифитотии ржавчины и по заразихе вошли во многие монографии и учебные пособия.

Изучением заразих и других цветковых паразитов И. Г. занимался и позднее, в Московском ботаническом саду и в Лаборатории эволюционной экологии АН СССР (1941—1947 гг.). Здесь по поручению акад. Б. А. Келлера он организовал Лабораторию защиты растений от вредителей и болезней и изучал болезни декоративных растений.

Где бы ни работал И. Г., в каких бы условиях не находился, каждый этап его деятельности завершался опубликованием научного труда, теоретическими обобщениями и практическими предложениями. Итогом его многолетних исследований явилась монография «Заразихи СССР». В ней приведены ареалы родов и видов, центры их происхождения и пути распространения, намечены закономерности в распространении иммунитета к заразихам, приведена система мероприятий по предупреждению массового распространения заразих и борьбе с ними. Монография о заразихах в 1942 г. была представлена на соискание ученой степени доктора биологических наук. Защита состоялась в 1943 г. В этот же период им было опубликовано в разных изданиях еще более десятка работ.

В 1945 г. Лаборатория эволюционной экологии им. Б. А. Келлера была включена в состав Института леса АН СССР. И. Г. Бейлин вошел в коллектив Лаборатории лесной фитопатологии Института, возглавлявшейся в то время проф. С. И. Ваниным. И. Г. принял активное участие в работе организованной в 1949 г. комплексной научной экспедиции по полезащитному лесоразведению. Сверх плана он выполняет работу по темам: «Санитарное состояние полезащитных насаждений и меры по оздоровлению их» и «Полезащитные лесонасаждения и влияние их на зараженность массовыми заболеваниями сельскохозяйственных культур». Результатом нескольких лет экспедиционной работы были его статьи по болезням растений полезащитных насаждений, о значении лесных полос для повышения урожайности и защиты посевов от грибных заболева-

ний (см. «Научные вопросы полезащитного лесоразведения», вып. 1, 1951 : 252—264), статья по болезням желудей — «Склеротиния желудей и мероприятия по ликвидации ее очагов» («Сообщ. комплексной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения», вып. II, 1952 : 135—142) и монография «Болезни желудей и меры их предупреждения» (издание АН СССР, 1951). В этих интересных работах приведены оригинальные материалы по составу возбудителей болезней желудей, их биологии и практические мероприятия по борьбе с ними.

Кроме исследований по болезням растений, биологии их возбудителей и по эпифитотиям, И. Г. много труда приложил для популяризации данных науки. Он написал ряд популярных брошюр. Его книга «Заразихи и борьба с ними» (1947 г.) является руководством для агрономов. Книжки его доходчивы, интересны, жизненны. И. Г. был блестящим популяризатором в области лесоводства, он пропагандировал все новое, что открывала наука, и без оглядки по сторонам критиковал все, что мешало развиваться ей.

Им опубликованы большие работы по истории науки о лесе: «Георгий Федорович Морозов — выдающийся лесовод и географ» (1954 г.), «Очерки по истории лесных обществ дореволюционной России» (1962 г.).

В последние годы И. Г. продолжал изучать историю науки о лесе и фитопатологию, собирать материалы об основоположниках этих научных дисциплин. На основе исследования архивных материалов по истории отечественной науки он подготовил интересные работы: «А. Е. Теплоухов — русский лесовод» (объемом 5 печатных листов) и «М. С. Воронин — основоположник науки о болезнях растений в России» (3 печатных листа). В связи с приближением 100-летия со дня рождения Г. Ф. Морозова (1967 г.), И. Г. подготовил рукопись второго издания об этом выдающемся лесоводе. Из других готовых рукописей И. Г. надо упомянуть следующие: «Краснов Андрей Николаевич» (К 50-летию со дня смерти), «У истоков фитопатологии, Антон де-Бари», «Очерки по истории фитопатологии» и другие.

И. Г. был неутомимым тружеником, он работал до последних дней своей жизни. Он ушел от нас, не завершив многого из того, что им было задумано и подготовлено к опубликованию.

И. Г. Бейлин был чутким, внимательным, душевным человеком, помогал тем, кто нуждался в поддержке, но был нетерпим ко лжи и лицемерию. Память о нем сохранится в сердцах всех, кто знал его, а его жизнь, целиком отданная науке, будет служить примером для молодого поколения.

Н. А. Черемисинов.

Лаборатория лесоведения
Академии наук СССР,
с. Успенское Московской обл.

(Получено 25 V 1965).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 58

ВЛАДИСЛАВ АДОЛЬФОВИЧ РОТЕРТ

(1863—1916)

С самого начала организации в Одессе университета (1865 г.) на естественном отделении Физико-математического факультета работали выдающиеся ученые ботаники Л. С. Ценковский, Ф. М. Каменский и др. Среди ботаников, пользовавшихся большой любовью студентов-слушателей Новороссийского (Одесского) университета, был проф. Владислав Адольфович Ротерт. Ротерту, благодаря своим почти энциклопедическим знаниям, большому дарованию и неустанному труду, удалось создать в Новороссийском университете школу ботаников — физиологов растений.

Один из его учеников, впоследствии профессор — ботаник Г. А. Боровиков, в статье, посвященной памяти своего учителя, дает подробное описание жизнедеятельности Ротерта и подчеркивает его огромное влияние на формирование научного мышления молодежи.

Владислав Адольфович Ротерт родился 25 июля (старого стиля) 1863 г. в г. Вильно. Семья была материально обеспеченной и предоставила ему возможность получить всестороннее образование.

В 1880 г., после окончания гимназии в Риге, В. А. поступил в Дерптский (Юрьевский) университет на Физико-математический факультет, где занимался под руководством известного в то время профессора ботаники Э. Руссова, крупного специалиста по анатомии растений. Влияние Руссова на молодого В. А. было весьма велико, впоследствии многие его исследования были посвящены анатомии растений.

В. А. Ротерт окончил университет в 1884 г. В 1885 г. он защитил магистерскую диссертацию по анатомии растений на тему «Сравнительно-анатомические исследования различий в первичном строении корневищ и стеблей травянистых растений». После защиты диссертации В. А. уезжает за границу. Он работает в ботанических лабораториях крупных ученых того времени: Л. Де-Бари, Е. Докло, Э. Страсбургера и В. Пфеффера.

После 4-летнего пребывания за границей (1885—1889) он приезжает в Петербург, где проводит свои исследования в лаборатории проф. А. С. Фаминцына.

В 1889 г. В. А. Ротерт назначается приват-доцентом Казанского университета, где читает курс анатомии и физиологии растений (1889—1897). В Казанском университете В. А. проявил себя как прекрасный педагог и ученый. Вскоре Казанский университет командирует его в Лейпциг (1891—1892) к проф. В. Пфефферу. В этой лаборатории он выполняет одну из своих лучших работ по физиологии растений — «О гелиотропизме». Эта работа была опубликована в 1893 г. и представлена в Киевский университет на соискание степени доктора ботаники, которая была ему присуждена в том же году. В Казанском университете он работал весьма успешно, опубликовав 17 работ.

В 1897 г. Харьковский университет избирает В. А. на должность экстраординарного профессора ботаники. Здесь он читает анатомию и физиологию растений, а также заведует физиологическим отделением Ботанического института. В 1889 г. Харьковский университет командирует его за границу (6 XII 1899—15 IX 1900) и в том же году присуждает ему звание ординарного профессора. В. А. остался здесь до лета 1902 г.

Деятельность В. А. Ротерта в Харьковском университете была также весьма продуктивной: за 5 лет он опубликовал 10 работ, среди которых его лучшие труды по анатомии растений.

В 1901 г. В. А. подал заявление на вакантную должность профессора по кафедре ботаники Физико-математического факультета Новороссийского университета. Перед голосованием были оглашены отзывы о нем как ученом профессоров В. М. Каменского и Л. А. Ришави. В итоге В. А. был избран на должность ординарного профессора. Вступил он в свои обязанности летом 1902 г.

Одесский период жизни В. А. отличается также большой интенсивностью как организационной и педагогической, так и научной деятельности. Благодаря своей энергии

и настойчивости ему удалось с небольшими средствами организовать хорошо оборудованную лабораторию для занятий по анатомии и физической физиологии растений. Одновременно он занимался устройством ботанического музея, куда поступали сборы самого Ротерта (привозимые им из путешествий по Европе, Азии и Америке); музей пополнялся также за счет поступлений от других ботанических учреждений.

За время пребывания В. А. в Новороссийском университете (28 июня 1902 гг.— 21 февраля 1909 г.) им были выполнены интересные исследования по физиологии растений, а также по другим разделам ботаники. За этот период были опубликованы крупные работы о явлениях раздражимости низших организмов, по гальванотропизму, по истории развития грибов и много других. Ротерту удалось заинтересовать ботаникой и сплотить талантливую молодежь — студентов-естественников Физико-математического факультета университета. Иными словами, ему принадлежит честь создания школы ботаников-физиологов.

Его учениками были: В. Р. Заленский (ученик Ротерта по Казанскому университету, физиолог, анатом и эколог растений), Г. А. Боровиков, И. Д. Щербак, Ф. М. Породко и многие другие, впоследствии ставшие крупными специалистами в разных областях естествознания.

Помимо учебных занятий и научных исследований, Ротерт принимал участие в общественной жизни университета, а также выступал с докладами и сообщениями в различных организациях и обществах.

От Новороссийского университета В. А. систематически получал командировки во время летних и зимних каникул (1902—1907 гг.).

В период первой русской революции (1905—1907 гг.) в Новороссийском университете на почве идеологических разногласий создались сложные взаимоотношения между профессорами и студентами. В. А. Ротерт принадлежал к прогрессивной части профессоров и выступал в защиту свободы науки, против полицейского произвола.

Студенческие волнения в Новороссийском университете начались в 1904—1905 гг. В январе 1907 г. на медицинском факультете был объявлен бойкот правых профессоров. Совет университета избрал Ротерта в примирительную комиссию, задача которой была воздействовать на студентов с целью прекращения бойкота. Но когда выступление Ротерта перед студентами стало известно министерству, ему предложили подать в отставку, что он и вынужден был сделать в 1909 г.

После ухода из Новороссийского университета В. А. отправился в кругосветное путешествие, основной задачей которого было изучение тропической флоры (1908—1910 гг.). Большой любитель путешествий, Ротерт еще до поездки в Азию побывал во многих странах (Италия, Швейцария, Испания, Далмация, Карпаты, Черногория, Турция, Норвегия, Швеция, Финляндия, Германия, Венгрия, Северная Америка).

Для поездки на Яву В. А. усиленно готовился, разработав детальный маршрут путешествия. Его путь лежал через Сибирь, Японию, Гонконг и Сингапур. По прибытии в Японию он сделал длительную остановку для ознакомления с природой этой интересной страны.

На Яве он поселился в Бейтензорге — всемирно известном ботаническом саду. Здесь он провел 10 месяцев.

В лабораториях Бейтензорга была благоприятная обстановка для серьезной научной работы. Здесь В. А. успешно работал, а также много экскурсировал, изучая богатую тропическую флору Явы. В Бейтензорге он написал свой капитальный труд о хромопластах в вегетативных органах. Здесь же он исследовал систематико-анатомические различия между родами *Dracaena* и *Cordyline*.

Помимо этого, он продолжал монографическую обработку рода *Sparganium*. Этим родом он занимался задолго до поездки на Яву. В итоге длительной и кропотливой работы он написал монографию, посвященную этому роду.

Затем В. А. направился на Суматру. Здесь он продолжал изучать богатую и интересную флору тропиков.

Среди многих интересных видов тропической флоры Суматры Ротерт обратил внимание на крупного цветкового паразита *Rhepalocnemis phalloides* из сем. *Balanophoraceae*, который тогда еще не был известен.

Далее В. А. переехал на Цейлон. Здесь его привлекал также всемирно известный ботанический тропический сад Перадения (Королевский ботанический сад). Помимо экскурсий в окрестностях Перадении, В. А. совершил много поездок на ближайшие острова, а также посетил южную Индию.

Из путешествия в тропики В. А. привез домой богатую коллекцию растений, плодов, семян и других экспонатов. На обратном пути Ротерт направился в Египет, а затем в Грецию, отсюда он вернулся в Одессу.

В 1910 г. В. А. Ротерт покидает Одессу и переезжает в Краков по приглашению университета. Ему была предложена должность профессора по физиологии растений, и он неофициально приступил к исполнению своих обязанностей. Австрийское правительство препятствовало утверждению В. А. Советом Краковского университета в должности профессора, ввиду его политической неблагонадежности. Однако польская общественность требовала этого и добилась его утверждения.

Краковские ботаники отнеслись к В. А. с большой теплотой и вниманием, создали ему хорошие условия для научной работы. Здесь, в Кракове, Ротерт работал с большой энергией, опубликовал ряд важных исследований. Нужно отметить, что еще до приезда в Краков в 1910 г. В. А. Ротерт приобрел здесь известность и научный авторитет среди ученых ботаников. В 1899 г. он был избран членом-корреспондентом Краковской академии наук, а также почетным членом «Riger-Naturforscher-Verein». В 1913 г. его научная деятельность была высоко оценена Краковской академией наук, которая избрала его своим действительным членом.

В 1914 г. во время летних каникул Ротерт отдыхал в Норвегии, где его застала разразившаяся тогда мировая война. Он, как русский подданный, вернуться в Австрию не мог и поехал в Россию. Сначала он направился в Саратов, где жили его родственники, а затем предпринял научное путешествие в Туркестан, посетил много городов Средней Азии. Затем с той же целью он поехал на Кавказ.

В этот период В. А. Ротерт завязал переписку с С. Г. Навашиным, и в январе 1915 г. по приглашению последнего переехал на жительство и работу в Киев. Здесь благодаря заботам Навашина ему была предоставлена лаборатория для научных занятий. В общении с выдающимся ученым, С. Г. Навашиным, В. А. с большим увлечением работает по вопросам цитологии.

Летом 1915 г. В. А. уезжает в Финляндию, где проводит свой отпуск. Осенью того же года он возвращается на родину и, переехав в Петроград, работает в Ботаническом саду и Ботаническом музее Академии наук, где продолжает свои исследования явлений фототропизма и гелиотропизма.

Осенью 1915 г. Ротерт простудился и заболел воспалением легких, а 3 января 1916 г. скончался на 53-м году жизни в полном расцвете сил и дарования.

В. А. Ротерт был выдающимся ботаником своего времени. Диапазон его научных интересов был чрезвычайно широк: анатомия и физиология растений, флористика и систематика, цитология, биология низших растительных организмов, а также ряд других проблем естествознания занимали В. А., но самыми значительными были его работы по анатомии и физиологии растений.

Ротерт является одним из основателей физической физиологии растений, т. е. физиологии роста и движения растений, которая тогда еще не была популярна.

Самый значительный труд Ротерта по физиологии растений — «О гелиотропизме»: В этой работе он на основе точных опытов выступил в защиту взглядов Ч. Дарвина, показав, что верхушка колеоптиля некоторых злаков действительно является местом восприятия фототропического стимула, который затем уже передается в нижележащую зону колеоптиля, где происходит изгиб к свету. Ротерт выяснил, что верхушка колеоптиля имеет более высокую чувствительность к силе тяжести, чем его основание. Он подтвердил основной вывод Дарвина относительно разделения зоны восприятия фототропического и геотропического стимула и зоны реакции. Исследования Ротерта придали определенность и физиологический смысл идеям Дарвина в этой области.

Избранный Ротертом объект исследования — колеоптиль овса — стал впоследствии классическим «тест-объектом» для опытов по фототропизму и ростовым гормонам.

Работа Ротерта «О гелиотропизме» является классическим исследованием в этой области, она принесла ему большую известность. Он заслужил уважение ученых за свои безукоризненно точные методы исследования и наблюдения, за продуманность опытов и критическое отношение к ним.

В дальнейшем он продолжал изучать явление раздражимости как у высших, так и у низших растений, опубликовав ряд работ по этому вопросу. Эти исследования привели его к объяснению многих биологических явлений.

Еще будучи учеником Руссова и затем Страсбургера и Де-Бари, В. А. приобрел большие знания по анатомии растений и овладел микроскопической техникой.

В своих исследованиях по анатомии растений он касался клетки и тканей, строения клеточной оболочки и ряда других вопросов.

По анатомии растений им написан учебник для студентов университета, состоящий из двух частей.

Интерес к низшим организмам проявился у Ротерта с первых лет его научной деятельности и сохранился в последующие годы. Целый ряд его работ посвящен биологии сапролегниевых и других грибов.

Его работа «О паразитизме ротатории *Notommata Wernecki* в водоросли *Vaucheria*» в свое время представляла большой интерес для ботаников, так как он дал в ней описание нового вида этой водоросли, найденного им близ Казани. Он назвал этот вид в честь профессора Новороссийского университета Я. Я. Вальца — *Vaucheria Valzii*.

Работы В. А. по истории развития и биологии низших растений являются ценным вкладом в науку. Большой интерес проявил В. А. к цитологии, в которую внес также большой вклад. Известны его работы о хромопластах в органах высших растений. В своих исследованиях в этой области он установил существование «промежуточных пластид».

Отметим здесь также интерес В. А. Ротерта к флористике и систематике растений. В одной из его ранних работ — «О миксомицетах, найденных близ города Риги» (1890 г.), — Ротерт указывает 45 видов этих низших организмов, в том числе 3 новых вида.

В работе «Ueber die Vegetation des Seestrandes im Sommer 1899» В. А. обратил внимание на появление целого ряда цветковых растений на морском побережье близ Риги. В двух других статьях он указывает новые для Прибалтийского края местонахождения двух редких видов цветковых растений, а именно: *Elodea canadensis* Rich. и *Holcus mollis* L. Он одним из первых обратил внимание на появление адвентивных растений в Прибалтике.

Интерес к систематике и флористике В. А. проявлял и во время работы в Новороссийском университете (1902—1909 гг.). Он оказал большое влияние на студентов-

естественников, прививая им интерес к родной природе, к познанию флоры юго-западной части этого края.

В. А. Ротерт был инициатором и организатором экскурсий по изучению флоры окрестностей Одессы. В этих экскурсиях принимали участие Н. Д. Щербак, Г. А. Боровиков, А. Н. Криштофович, И. В. Новопокровский, А. А. Сапегин и другие исследователи, ставшие впоследствии признанными учеными.

Необходимо указать на его активную деятельность в студенческом биологическом кружке Новороссийского университета. Под его руководством молодые ученые выступали с интересными сообщениями, некоторые из них были опубликованы в «Сборнике студенческого биологического кружка при Новороссийском университете».

В. А. Ротерт оставил большое литературное наследство, им опубликовано свыше 80 научных работ по различным разделам ботаники: по анатомии и физиологии растений, флористике и систематике, биологии грибов и др. Им опубликовано также много популярных статей по различным вопросам ботаники, в том числе в польском популярном журнале «Wszechswiat».

Его работы напечатаны на русском, польском и немецком языках.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. А. РОТЕРТА

1885

Bemerkungen zu Sanio's Referat über meine Abhandlung «Vergleichend-anatomische Untersuchungen etc.» Bot. Centralbl., 43 : 123—127.

Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Differenzen im primären Bau der Stengel und Rhizome krautiger Phanerogamen, nebst einigen allgemeinen Betrachtungen histologischen Inhalts. Dorpat, 130. Магистерск. диссерт.

1887

Razmój zarodni n grzybów z rodziny Saprolegnijowatych. Sitzungsber. d. Krakauer Akademie. Mathem.-naturwiss. Classe, 17 : 1—57.

1889

Ueber die Vegetation des Seestrandes in Sommer 1889. Korrespondenzblatt des Naturforscher-Vereins zu Riga, 32 : 37—45.

О движении у высших растений (вступительная лекция, прочитанная 22-го сентября 1889 г.). Казань.

1890

О миксомицетах, найденных близ города Риги. Бот. записки, 3, 1 : 1—12.

Ueber einen neuen Fundort von *Holcus mollis* L. und über die Diagnose dieser Art und der Gattung *Holcus* überhaupt. Sitzungsber. d. Naturforsch. Gesellsch. Univers. Dorpat, 9 : 302—309.

Ueber das Vorkommen der *Elodea canadensis* Rich. in den Ostseeprovinzen. Sitzungsber. d. Naturforsch. Gesellsch. Univers. Dorpat, 9 : 300—302.

1891

Курс физиологии растений. Ч. I. Физическая физиология. Казань.

1892

О новом грибке, размножающемся исключительно посредством склероциев. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., отд. бот., 22, 3 : 41—51.

Die Entwickelungsgeschichte der Sporangien bei Saprolegniaceen. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 5 : 291—349.

Ueber die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes. Berichte Deutsch. Bot. Gesellsch., 10 : 374—390.

Ueber *Sclerotium hydrophilum* Sacc., einen sporenlosen Pilz. Bot. Zeitung. 50, 20 : 321—329; 21 : 337—342; 22 : 357—363; 23 : 380—386; 24 : 389—394; 25 : 405—409; 26 : 425—429; 27 : 441—446; 28 : 457—462.

1893

О гелиотропизме. Тр. общ. естествоиспыт. при Казанск. унив., 25, 4 : 1—320. Докторск. диссерт.

О гелиотропизме. Казань.

О последствиях обезглавливания (отрезания верхушки) у некоторых органов растений. Тр. Общ. естествоиспыт. при Казанск. унив., 26.5 : 1—77.

1894—1895

Участь ресничек у зооспор грибов. Протоколы засед. Общ. естествоиспыт. при Казанск. унив. Прилож. к протоколу № 147 : 1—5.

Bakterye przyswajajace azot gazowy. Wszechswiat, 13, 27 : 430.

Die Streitfrage über die Function der Wurzelspitze. Eine kritische Literaturstudie. Flora (Allgem. bot. Zeitung), 79 (Ergänzungsband zum Jahrgang 1894) : 179—218.

Pfeffer W. Draźliwosc roślin. Wszechświat, 13, 17 : 257—260; 18 : 284—287; 20 : 314—317.

Przyciągajace działanie metali na rośline. Wszechświat, 13, 32 : 511.

Ueber das Schicksal der Cilien bei den Zoosporen der Phycomyceten. Berichte Deutsch. Bot. Gesellsch., 12 : 268—282.

Ueber Heliotropismus, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 7 : 4—212.

Wpływ mechanicznego wyciagania na wzrost roslin. Wszechświat, 13, 27 : 429—430.

Wpływ światla na powstawanie i kształty kwiatow. Wszechświat, 13, 34 : 541.

Wpływ światla na rozmnażanie się roślin. Wszechświat, 13, 29 : 461—462.

Wpływ tlenu na fermentacyą alkoholowa. Wszechświat, 13, 44 : 701.

1895

Курс анатомии растений. I. Анатомия растительной клетки. Казань.

Bialko jako produkt asymilacyi lisci zielonych. Wszechświat, 14, 27 : 430—431.

Budowa i rzęsy bakteryj. Wszechświat, 14, 25 : 398—399.

Nowe badawia nad geotropizmen roslin, Wszechświat, 14, 25 : 398.

O heliotropizme roślin. I. Wszechświat, 14, 20 : 305—309; 21 : 324—328; 22 : 341—345.

O heliotropizme roślin. Wszechswiat, 26 : 401—408; 27 : 420—428.

1896

Анатомия растительных тканей. Уч. зап. Казанск. унив., XIII, кн. 5. прилож. : 1—32; кн. 6 и 7, прилож. : 33—48.

Lehmann Edward. Flora von Polnisch-Livland, mit Berücksichtigung der Florengebiete Nordwestrusslands, des Ostbalticums, der Gouvernements Pskow und St.-Petersbourg, sowie der Verbreitung der Pflanzen durch Einenbahnen. Wszechświat, 15, 4 : 60—61. (Реферат В. А. Ротерта).

О паразитизме ротаторий *Notommata Wernecki* в водоросли *Vaucheria*. Тр. Общ. естествоиспыт. при Казанск. унив., 30, 3 : 1—18.

Сапожников В. В. Белки и углеводы зеленых листьев как продукты ассимиляции. Томск. Отзыв В. Ротерта о докторск. диссерт. В. В. Сапожникова. Уч. зап. Казанск. унив., 1—3, кн. 5 : 23—27.

Sklad chemiczny blonek komorkowych grzybow. Wszechświat, 15, 4 : 62—63.

Szybkosc wzrostu dyni. Wszechświat, 15, 4 : 63.

Ueber die Gallen der Rotatoria *Notommata Wernecki* auf *Vaucheria Walzt* n. sp. Jahrbücher wissensch., 29, 4 : 525—594.

Vaucheria Walzi n. sp. La Nuova Notarisia. Ser, 7. Luglio : 81—83.

Zur Kenntniss der in *Vaucheria* Gallen parasitirenden Rotatorie *Notammata Wernecki*. Zool. Jahrbücher.

1897

Курс анатомии растений. II. Анатомия растительных тканей. Казань.

О строении оболочки растительных сосудов. Тр. Общ. естествоиспыт. при Казанск. унив. 31, 1 : 1—2.

Einige Bemerkungen zu Arthur Mezer's «Untersuchungen über die Stärkekörper». Berichte Deutsch. Bot. Gesellsch., 15, 4 : 231—239.

1898

О склероциях в плодах *Melampyrum pratense*. Дневник X съезда русск. естествоиспыт. и врачей в Киеве, 27 августа 7 : 244—245.

O budowie błony naczyn roslinych. Bull. Acad. Sci. Cracovie, 34 : 433—492.

1899—1900

Введение в физиологию растений. Уч. зап. Харьковск. унив., 1 : 89—107.

Ueber parenchymatische Tracheiden und Harzgänge im Mark von Cephalotaxus-Arten. Berichte Deutsch. Bot. Gesellsch., 17, 7 : 275—290.

Ueber den Bau der Membran der pflanzlichen Gefässe. Bull. Acad. Sci. Cracovie : 15—53.

Rothert W. u. W. Zalenski. Ueber eine besondere Kategorie von Krystallbehältern. Bot. Centralbl., 80, 41—42 : 33—50; 43 : 97—106; 44 : 145—156; 45 : 193—204; 46 : 241—251.

О кристаллоносных клетках у *Pontederiaceae*. Тр. Общ. испыт. прир. при Харьковск. унив., 34, Прилож. : III—IV.

Die Krystallenzellen der Pontedenaceen. Bot. Zeitung, 58. I Abt. : 75—79.

Roślina, jej budowa i życie. Encyklopedja Rolnicza. Warszawa.

Ueber den Einfluss von Aether und Chloroform auf die Mikroorganismen. Verhandl. d. IX Versamml. poln. Naturf. u. Aerzte, Krakau : 116. (На польском языке).

Ueber Sclerotien in den Früchten von *Melampyrum pratense*. Flora (Allgem. bot. Zeitung), 87 : 98—108.

Ф. Бухгольц. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 1, 3 : 151—152. (Рецензия).

1901

Краткий отчет о заграничной командировке. Уч. зап. Харьковск. унив., 3 : 1—5.

О кристаллах щавелевокислой извести в коре хвойных в связи с систематикой последних. Дневник XI съезда русск. естествоиспыт. и врачей, СПб., 5 : 189.

Beobachtungen und Betrachtungen über tactische Reizerscheinungen. Flora (Allgem. bot. Zeitung), 889 : 371—424.

1902

К вопросу о русской ботанической терминологии. Доклад ботанической секции XI съезда русск. естествоиспыт. и врачей. Уч. зап. Харьковск. унив., 1. Прилож. : 1—20.

Stosunek organizmòw roślinnzch do tlenu. Wszechświat, 46 : 721—725; 47 : 743—747.

Zur Terminologie der tactischen Reizerscheinungen. Bot. Zeitung, 60, II Abt. : 17—24.

1903—1904

Отношение растительных организмов к кислороду, Вступит. лекция. Вестн. и библиотека самообразования, 3 : 247—252.

Действие эфира и хлороформа на раздражимость микроорганизмов. Зап. Новороссийск. общ. естествоисп., 25, 1 : 17—42.

Г. Вестберг. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 5, 2 : 116—117. (Рецензия).

Ueber die Wirkung des Aethers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen. Jahrbücher wissensch. Bot., 39 : 1—70

1905

Die Sporenentwicklung bei Aphanomyces. Flora (allgem. bot. Zeitung), 92 : 293—301.

Ф. Бухгольц. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 1, 1 : 41. (Рецензия).

1906

Отзыв о студенческих работах на тему по физиологии растений: «Отношение растений к алюминию». Зап. Новороссийск. унив., 102 : 10—45.

Ротерт В. Польский вопрос. I. Переворот в польско-русских отношениях. За свободу, Одесск. еженед. журн., 2 : 10—13.

Das Verhalten der Pflanzen gegenüber dem Aluminium. Bot. Zeitung, 64, I, Abt. : 43—52.

1907

Floristische Beobachtungen. Korrespondenzblatt des Naturforscher-Vereins zu Riga, 50 : 151—179.

Współczesna ewolucya pogladow na odzyvianie się organizmow roślinnych. Odczyt wygloszony na drugiem ogolnem zebraniu X Zjazdu lekarzy i przyrodnikow polskich we Lwowie dn. 25 lipca. Lwow.

1908

Die neuen Untersuchungen über den Galvanotropismus der Pflanzenwurzeln. Zeitschr. Allgem. Physiologie, 7 : 142—165.

1909

Современная эволюция взглядов на питание растительных организмов (речь на втором общ. собрании X съезда польск. врачей и естествоиспыт. во Львове 25 июня 1907 г.). Естествознание и география, 8 : 14—35.

Über die anatomischen Differenzen der Gattungen *Dracaena* und *Cordyline*. Bull. Departement de l'agricult. aux Indes Neerlandaises, 24 : 1—14.

1910

Übersicht der Sparganien des Russischen Reiches (zugleich Europa's). Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 10, 1 : 11—32.

1912

Отчет о командировке в тропики 1908—1910 г. Тр. Бот. муз. Акад. наук, 10 : 1—59.

O chromoplastach w organach wegetatywnych. Über Chromoplasten in vegetativen Organen. Bull. internation. Acad. Sci. Cracovie, math. et natur., ser. B; sci. natur. Anzeiger Akad. Wissensch. in Krakau, math.-naturwiss. Klasse. Reihe B : Biol. Wissenschaften, 313 : 189—240; 413 : 241—336.

Ueber Chromoplasten in vegetativen Organen. Bull. Acad. sci. Cracovie, math. et natur. Ser. : 109—335.

1913

Sparganiaceae. Ежеголовковые. Во Флоре Азиатск. России. I. Однодольные. СПб. : 17—37.

Beobachtungen an Lianen. Bull. Acad. Sci. Cracovie, math. et natur. Ser. B. Sci. natur, Octobre : 750—807.

Gewebe der Pflanzen. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 4, Jena : 1144—1284.

1914

Der Augenfleck der Algen und Flagellaten — ein Chromoplast. Berichte Deutsch. Bot. Gesellsch., 33, 1 : 91—96.

Neue Untersuchungen über Chromoplasten. Bull. Acad. Sci. Cracovie, math. et natur., Ser. B. Sci natur. : 1—54.

1915

Die Flora des Rigaer Zentralgüterbahnhofs. Korrespondenzblatt des Naturforscher-Vereins zu Riga, 57 : 79—93.

ИСТОЧНИКИ

Биографический словарь деятелей естествознания и техники. (1959). 2, М—Я, М. : 185.

Большая Советская Энциклопедия. (1941). 49, 1-е изд. 489—490.

Большая Советская Энциклопедия. (1956). 37, 2-е изд. : 258.

Боровиков Г. П. (1916). Памяти профессора В. А. Ротерта. Зап. Общ. сельск. хоз. южн. России, 86, 1 : 1—31.

Максимов Н. А. (1947). Физиология растений. В кн.: Очерки по истории русской ботаники, М. : 238—239.

Новопокровский И. В. (1916). Памяти проф. В. А. Ротерта. Вестн. русск. флоры, 2—4 : 279—284.

Новопокровский И. В. (1916). Памяти проф. В. А. Ротерта. Природа, 5—6 : 673—680.

Очерки по истории русской ботаники. (1947). М. : 195—196; 204—205; 238—240.

Талиев В. И. (1916). Памяти профессора В. А. Ротерта. Бюлл. Харьковск. общ. любит. природы, 5 : 91—94.

Физико-математический факультет Харьковск. университета за первые сто лет его существования (1805—1905). Биографический словарь профессоров и преподавателей (1908), 77 : 228—230.

Nagel Wilibald A. (1902). Einige Bemerkungen zu Rother's Aufsatz: Zur Terminologie der tactischen Reizerscheinungen. Bot. Zeitung, 60, 11 : 24—26.

Т. М. Гольд.

Одесский государственный университет.

(Получено 18 IV 1964).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 655.58 : 58 : 006.2

ОБ ИЗДАТЕЛЬСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ БЕЛОРУССКОГО ОТДЕЛЕНИЯ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

В связи с ростом Белорусского отделения Всесоюзного ботанического общества и расширением научных исследований в области ботаники Отделение с 1959 г. начало ежегодно издавать сборники научных работ членов Общества. Главным редактором всех выпусков является И. Д. Юркевич, ответственным секретарем В. С. Гельтман.

Первый выпуск (объем 11 печатных листов) издан в 1959 г. под заглавием «Сборник научных работ». Тираж сборника — 1200 экз. В книге помещена 21 статья 25 авторов. Статьи посвящены изучению сельскохозяйственных и лесных растений.

Второй выпуск, озаглавленный «Сборник ботанических работ» (объемом 16 печатных листов), вышел в свет в 1960 г. тиражом в 1200 экз. В сборнике опубликовано 32 статьи 38 авторов, посвященных геоботанике, дендрологии, интродукции, генетике, анатомии и физиологии растений. Начиная с этого выпуска, все последующие имеют разделы: «Статьи», «Краткие сообщения» и «Хроникальные статьи» о состоянии и достижениях ботанической науки в социалистических странах, а также о деятельности Белорусского отделения ВБО и его секций.

В третьем выпуске «Сборника ботанических работ» (объемом 16 листов), изданном в 1961 г., опубликовано 38 статей 55 авторов. В них изложены результаты исследований в области флористики, геоботаники, физиологии, экологии, генетики, фитопатологии и интродукции растений.

Основу четвертого выпуска, опубликованного в 1962 г. под заглавием «Геоботаническое изучение лугов», тиражом в 1200 экз. (объем 9 печатных листов), составили доклады на межреспубликанском совещании по луговой растительности, созванном Белорусским отделением ВБО в 1961 г. В работе совещания приняли участие видные ученые луговеды: А. П. Шенников, И. В. Ларин, Т. А. Работнов, И. А. Цаценкин, Г. С. Сабардина и др. В 16 докладах изложены новейшие данные по классификации луговой растительности, по методике паспортизации естественных сенокосов и пастбищ, материалы по исследованию лугов отдельных естественноисторических районов. Представлены также статьи о результатах опытов по улучшению и преобразованию низкопродуктивных лугов, о применении гербицидов для уничтожения кустарников, сорных и ядовитых трав, а также об использовании радиоактивных изотопов при изучении лугов.

Пятый выпуск под названием «Ботаника (Исследования)» (объем 16 печатных листов) вышел в 1963 г. тиражом в 1300 экз. Сборник содержит статьи по физиологии, экологии и морфологии растений, экспериментальной полиплоидии, плодоводству, геоботанике и лесоведению. Отдельные сообщения посвящены вопросам энзимологии, микробиологии, фитопатологии, агрономии. Всего опубликовано 40 работ 55 авторов. Шестой выпуск — «Ботаника (Исследования)» вышел в 1964 г. Объем его 17 листов, тираж 2000 экз. Сборник составляют 41 статья 65 авторов. В первой части изложены результаты изучения влияния некоторых факторов на рост и фотосинтетический аппарат хлореллы, обоснованы методы повышения урожайности кукурузы; несколько работ посвящено биохимическим исследованиям культурных и интродуцированных видов растений. Геоботанические работы касаются взаимовлияния растительности и почвы, процессов развития торфяников, состава луговых ассоциаций и путей их улучшения. Во второй части опубликованы работы о еловых лесах Белоруссии, о почвенно-грунтовых условиях произрастания лесных фитоценозов и повышении их продуктивности путем применения минеральных и сидеральных удобрений. Несколько статей посвящено физиологическим и биохимическим исследованиям древесных растений. В «Кратких сообщениях» излагаются отдельные вопросы интродукции, флористики и физиологии растений. В сборнике помещена также статья об истории создания ботанических коллекций в Белоруссии.

В 1965 г. издан седьмой выпуск «Ботаника (Исследования)», тиражом 1500 экз. (объем 16 печатных листов), в котором опубликовано 47 статей 64 авторов.

В первой части сборника содержатся статьи о влиянии минеральных удобрений (включая микроэлементы) и гербицидов на сельскохозяйственные растения (картофель, кормовые бобы, люпин, гречиху). Экспериментальному изучению растительных сообществ и их взаимодействий со средой посвящена вторая часть выпуска. В ней представлены исследования главнейших лесообразующих древесных пород БССР (сосны, дуба, ели, ольхи черной, осины и др.) и образуемых ими биогеоценозов. Отдельные статьи касаются изучения плодовых древесных растений. Новые данные о флоре и растительности БССР излагаются в виде кратких сообщений. В разделе «Ботанические коллекции Белоруссии» опубликована часть материалов, характеризующих ботанические сады и историю их создания, а также приводится описание дендросада старейшей в БССР Жорновской лесной опытной станции.

Подготавливается к печати восьмой выпуск «Ботаника (Исследования)». В нем будут помещены статьи по физиологии и биохимии растений, о влиянии на жизненные процессы растений гербицидов, стимуляторов роста и микроэлементов. В частности, здесь рассматривается влияние кобальта, молибдена и цинка на пластидный аппарат сахарной свеклы, воздействие стимуляторов роста нефтяного происхождения на поступление питательных веществ у сахарной свеклы и кукурузы, токсическое действие олипура и мурбетола на сорные растения, дается биохимическая оценка тетраплоидного проса и некоторых кормовых культур.

Значительное внимание уделено изучению луговых угодий БССР и разработке способов их улучшения. Помещены статьи о влиянии минеральных удобрений на изменение луговых ценозов и биохимический состав отдельных трав, дана характеристика производительности почв пойменных лугов. Раздел, посвященный лесной растительности, включает статьи о влиянии почвоулучшающих древесных пород на продуктивность еловых лесов, о круговороте азота в дубовых лесах, об отборе ценных форм сосны и разработке способов подготовки лесных семян к посеву, а также о сезонном цикле развития основных древесных пород в центральной части БССР. В сборник включены также заметки об интересных флористических находках и о биологии отдельных растений.

Из приведенного обзора видно, что тематика ботанических исследований членов Ботанического общества в Белоруссии с каждым годом углубляется и расширяется, что полностью соответствует решениям III съезда Всесоюзного ботанического общества «Об очередных задачах ботаники в Советском Союзе».

Интерес к изданиям Белорусского отделения ВБО с каждым годом возрастает.

Реализация всех предыдущих выпусков произведена силами Совета отделения на общественных началах, главным образом путем посылки книг наложенным платежом по заявкам научных учреждений, библиотек, членов ВБО и других лиц, интересующихся ботаникой. Всего выслано 1930 бандеролей (1600 — наложенным платежом и 330 — в порядке обмена), содержащих 5600 книг. Остальная часть тиражей реализована через Белкниготорг и распространена среди членов ВБО за наличный расчет. По 300 экз. каждого выпуска закупает «Международная книга» для реализации их за рубежом.

Издательская деятельность Белорусского отделения ВБО осуществляется на средства Отделения, большая часть которых выполняется за счет реализации книг.

Вместе с тем Отделение осуществляет широкий книгообмен с различными ботаническими учреждениями как внутри страны, так и за границей. Издания Отделения посылаются в порядке книгообмена всем другим отделениям ВБО, научным учреждениям и отдельным ученым Польши, Румынии, Чехословакии, Болгарии, Югославии, Дании, Франции, Португалии, США и других стран. Кроме того, все выпуски безвозмездно посылаются в развивающиеся страны Азии, Африки и Латинской Америки. Книгообмен ведется с 36 странами.

Путем книгообмена при Отделении создана библиотека, которой широко пользуются члены Общества и другие лица, интересующиеся ботаническими исследованиями.

В связи с расширением и углублением научных исследований и увеличением спроса на ботаническую литературу, Президиум отделения ставит вопрос об ежегодном издании двух сборников.

П. Я. Петровский.

Институт экспериментальной ботаники и микробиологии Академии наук БССР, г. Минск.

(Получено 16 VII 1965).

УДК 655.58 : 58.006.2

В УКРАИНСКОМ ОТДЕЛЕНИИ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Организация научно-педагогической секции УОБО и обсуждение учебника О. Л. Лыпы «Систематика вищих рослин»

29 декабря 1964 г. в Киеве состоялось собрание членов вновь созданной при УОБО научно-педагогической секции. На собрании были решены организационные вопросы (избрано бюро секции) и рассмотрен учебник проф. А. Л. Лыпы «Систематика вищих рослин», выпущенный в 1964 г. республиканским издательством «Радяньска школа». Он утвержден как учебник для студентов биологических специальностей университетов, пединститутов и общенаучных факультетов вузов УССР.

Обсуждение учебника вызвало живой интерес и привлекло значительную аудиторию. В заседании приняли участие научно-педагогические работники всех трех ботанических кафедр Киевского университета (17 человек), Института ботаники АН УССР (6 человек), ботанических садов Киева (4 человека), Министерства просвещения УССР и Института усовершенствования учителей (3 человека), Центральной республиканской станции юных натуралистов Министерства просвещения УССР, аспиранты, студенты старших курсов и др.

После краткой информации автора, в которой были освещены задачи и трудности, возникшие при написании книги, развернулась дискуссия, в которой приняли участие 11 человек, из них 5 профессоров и 4 доцента. Были зачитаны также письменные отзывы и рецензии на учебник от ряда университетов и педагогических институтов республики.

Все выступавшие (за исключением С. А. Шостаковского) и приславшие отзывы дали положительную оценку учебнику, отметив при этом и отдельные недочеты или упущения — мелкие ошибки или описки. Общее же мнение об учебнике таково. Он написан на уровне современной науки. В нем довольно полно и последовательно изложены общие и вводные главы, вопросы истории науки и филогении, дана четкая периодизация, критически рассмотрены главнейшие филогенетические системы и приведены их графические схемы. Номенклатура таксонов и их окончания по-латыни даны в полном соответствии с решениями международных ботанических учреждений и конгрессов. В латинских названиях таксонов всюду поставлены ударения. Удачно даны циклы развития всех отделов архегониат, для цветковых приведены диаграммы и формулы. В учебнике нашла отражение также специфика украинской флоры и растительности. Это важно, так как студенты, оканчивающие украинские вузы, направляются обычно для работы в районы республики. Приятное впечатление производит и внешнее оформление книги: хорошая бумага, четкие шрифты, удачно исполнены штриховые рисунки и цветные вклейки, портреты классиков систематики и т. д.

Киев.

(Получено 23 III 1965).

ХРОНИКА

УДК 58 : 371.3 (071)

ЧТО ПОКАЗАЛА ОЛИМПИАДА ШКОЛЬНИКОВ ПО БИОЛОГИИ В ЛЕНИНГРАДЕ

В последнее время научная общественность все большее внимание уделяет проведению школьных олимпиад по различным разделам науки. Всеобщее признание завоевали олимпиады по физике и математике, проводимые Сибирским отделением АН СССР и имеющие большое значение не только для выявления знаний учащихся, но и в подготовке кадров для научных учреждений Академии наук и Новосибирского университета. Участие крупных ученых, многих научных сотрудников является традицией этих олимпиад.

Проведение олимпиад по биологии значительно отстало от того, что делается в других областях знания и требует серьезного внимания и помощи со стороны ученых. Некоторый положительный опыт уже накоплен в течение ряда лет Биолого-почвенным факультетом Московского университета. Проводились олимпиады в Киеве, Казани и других городах. Однако ни одна из городских олимпиад не ставила цели выявлять состояние биологических и натуралистических знаний школьников — будущих специалистов — ботаников, зоологов, врачей, агрономов, лесоводов и др. Эта цель впервые была поставлена Ленинградской олимпиадой школьников по биологии 1964/65 учебного года. Нам представляется необходимым осветить на страницах «Ботанического журнала» ее результаты для того, чтобы показать характер требований учителей-биологов к учащимся, глубину содержания предлагавшихся вопросов, а также уровень проявленных учащимися знаний, их склонности и интересы.

Наряду с работниками натуралистического отдела Ленинградского Дворца пионеров, Городского института усовершенствования учителей и представителями от учителей-биологов города в состав оргкомитета олимпиады и жюри были привлечены многие ученые и методисты-биологи. Среди них только из специалистов ботаников принимали активное участие в проведении олимпиады от Педагогического института им. А. И. Герцена (ЛГПИ) — профессора С. А. Павлович и В. А. Матисен, доценты О. В. Редман, Г. А. Обухова, М. В. Сыскова, ассистенты Л. М. Голицинская, Г. А. Иваненко, М. М. Васильева, А. А. Монич, научные сотрудники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР — А. М. Семенова-Тян-Шанская, Л. И. Иванина, А. П. Белавская, Ю. Д. Гусев, А. С. Карпенко, В. С. Синицкий, Р. А. Буйко, Е. В. Мордак, Г. С. Малышева, сотрудники Ленинградского университета им. А. А. Жданова — доценты В. С. Порецкая, Н. И. Орлова, заведующий Гербарием П. М. Добряков, профессор Ленинградского сельскохозяйственного института В. В. Дроздов, студенты и аспиранты ЛГУ и ЛГПИ и др.

Олимпиада состояла из трех очных туров и конкурса самостоятельных натуралистических работ. Первый обязательный для всех участников олимпиады тур проводился в школах или кружках внешкольных учреждений. В его задачи входило: наиболее широкое привлечение школьников 5—8 классов к участию в олимпиаде, содействие пробуждению интереса учащихся к биологии, оживление внеклассной натуралистической работы в школах, выдвижение представителей на последующие общегородские туры. Учителям-биологам и руководителям кружков предоставлялось право самим избирать форму проведения и содержание вопросов для каждой возрастной группы в первом туре. Оргкомитет довел до их сведения только общий круг разделов знаний, предусматриваемых олимпиадой, рекомендовал литературу и лишь некоторые возможные формы проведения олимпиады в школе.

Второй тур, для победителей олимпиад школ и кружков, представивших самостоятельные работы в жюри, проводился в виде письменных ответов на вопросы. Наряду с программным материалом для каждого класса, включались различные разделы ботаники и зоологии, санитарии и гигиены, краеведения и охраны природы. Для учащихся 7—8-го классов предлагались и отдельные общебиологические вопросы. Их общее количество обусловливалось возможностью участников олимпиады дать полные ответы за один час работы. 3 или 4 вопроса (в зависимости от возрастной группы) являлись обязательными, а остальные могли избираться учащимися. Учащимся

5-го класса надлежало выбрать 2 вопроса из 8; 6-го класса — 3 из 9; 7—8-го класса — 5 из 15 вопросов. Это позволяло участникам проявить свои индивидуальные склонности и интересы. Большинство вопросов ставилось в занимательной форме.

Третий тур состоял из индивидуальных собеседований участников олимпиады с учеными специалистами. Для учеников 5—6-го классов они проходили по двум разделам биологической науки из предлагаемых четырех («Дикая флора», «Культурные растения», «Зоология беспозвоночных», «Зоология позвоночных»), для учеников 7—8-го классов — по трем разделам из пяти (те же разделы и «Анатомия и физиология человека»).

В пределах каждого из разделов участник олимпиады выбирал еще более узкий профиль. Например, в разделе «Дикая флора» — высшие или низшие растения, в разделе «Культурные растения» — сельскохозяйственные растения или декоративные и комнатные растения, в разделе «Зоология позвоночных животных» — профили: птицы, рыбы, пресмыкающиеся и земноводные, млекопитающие, аквариумистика и т. д. Всего профилей в третьем туре было 12. Беседа, как правило, начиналась с вопроса к участнику, о каких объектах или явлениях данного профиля он желает беседовать. Каждое собеседование длилось в пределах 10—12 минут. Примерный перечень вопросов, их содержание и форма, виды натуральных объектов, таблицы и иллюстрации для школьников каждого класса были заранее рассмотрены и обсуждены членами жюри. Основной целью третьего тура олимпиады было выявление глубины знаний учащихся, связи школьных знаний с практикой, знания участниками популярной биологической литературы, выяснение их склонностей и интересов к биологии.

О количественном участии школьников Ленинграда в этой олимпиаде говорят следующие статистические данные: представили отчеты о проведении школьных олимпиад 207 школ, в которых участвовало 48 990 учащихся 5—8-го классов; 1050 школьников из 225 школ представили свои самостоятельные работы в жюри; во втором туре участвовало 616 учащихся из 146 школ, в третьем туре — 205 школьников из 93 школ; за хорошие успехи, достигнутые в ходе олимпиады, оргкомитет отметил 81 учащегося из 55 школ.

Большинство учителей проявило большую энергию и инициативу в проведении школьного тура олимпиады. В преобладающем числе школ в первом туре приняли участие все 100% учащихся 5—8-го классов. По отзывам учителей во многих школах (71-я, 127-я, 141-я, 210-я, 241-я, 385-я и др.) заметно усилился интерес учащихся к изучаемым биологическим предметам и внеклассной натуралистической работе, возрос спрос на книги по биологии в школьных библиотеках.

Все это способствовало лучшей успеваемости во второй четверти. Школьные олимпиады помогали выявить наиболее слабо усвоенные разделы программы и своевременно принимать меры. В большинстве школ олимпиада проводилась во внеурочное время отдельно по параллелям в форме письменных ответов на 10—14 вопросов. В ряде школ она протекала в форме индивидуального участия в соревнованиях (168, 179 школы), в форме групповых состязаний (51-я, 129-я, 140-я, 262-я школы), в виде устных викторин (210-я, 382-я и другие школы), в форме тематических вечеров («Путешествие с комнатными растениями» — 206 школа, «В мире невидимых» — 172 школа, Биологический «Огонек» — 310 школа и т. п.). Лишь в отдельных школах олимпиада состояла из контрольных работ на уроках (например, в 241-й и 329-й школах). Как правило, вопросы для каждой возрастной группы, составляемые школьным учителем-биологом, охватывали различные разделы: ботанику, зоологию, санитарию и гигиену, краеведение и т. д., и предусматривали материал, выходящий за рамки школьной программы. Но были школы (например, 48-я, 46-я, 127-я, 246-я, 329-я, 335-я, 340-я, 352-я, 361-я, 383-я, 431-я, 451-я и ряд других), где первый тур проводился только по тематике проходимого в данный момент предмета: в 5—6 классах — только по ботанике, в 7 классах — только по зоологии, в 8 — только по анатомии и физиологии человека, или вопросы ограничивались уже пройденным учащимися программным материалом.

В первом туре школьникам только 59 школ было предложено 324 разных ботанических вопроса. Среди них были вопросы, заставлявшие учащихся самих делать выводы из изученного или прочитанного материала. К ним можно отнести, например, такие вопросы: «Что ты знаете из своих наблюдений о жизни леса и его пользе?» (259 школа), «Как защищаются растения от зимних холодов?» (145 и 415 школы), «Назовите деревья, наиболее обычные для окрестностей Ленинграда» (134 школа) и ряд других. Как правило, ответы в этих случаях были развернутые, показывали увлеченность школьников биологией, направляли их внимание на связь изучаемого материала с окружающим миром. Однако эти и подобные им вопросы встречались лишь в отдельных школах. Характерно, что из большого числа (211) ботанических вопросов каждый находил место только в олимпиаде какой-либо одной из рассмотренных школ, 71 вопрос задавался только в двух школах, 27 только в трех, в то время, как 15 вопросов повторялись более чем в пяти школах. Наиболее часто повторяющимися вопросами были: «Назовите хищное растение», «Назовите несколько видов лекарственных растений», «Листья каких деревьев осенью ярко окрашиваются?», «Как долго держится хвоя на сосне (или ели)?», «В какое время суток следует срезать цветы, чтобы они длительное время сохраняли свежесть?» и т. д. В 35% школ (145-я, 246-я, 259-я, 352-я, 365-я, 431-я, 485-я и др.) подобные вопросы составляли основное содержание ботанической части олимпиады. Это говорит о слабой инициативе некоторых учителей и ограниченном количестве источников для подбора готовых вопросов.

Все рассматриваемые ботанические вопросы распределялись следующим образом.

Биология и экология растений	— 62 вопроса в 50 школах.
Сельское хозяйство	— 49 вопросов в 35 школах.
Физиология растений	— 39 вопросов в 37 школах.
Пищевые, технические, лекарственные растения	— 30 вопросов в 29 школах.
Споровые растения	— 23 вопроса в 19 школах.
Анатомия и морфология растений	— 23 вопроса в 21 школе.
Фенология (ботаническая)	— 21 вопрос в 38 школах.
Комнатные растения	— 18 вопросов в 21 школе.
Систематика семенных растений	— 13 вопросов в 11 школах.
Геоботаника, география растений	— 13 вопросов в 14 школах.
Другие разделы	— 33 вопроса.

Всего — 324 вопроса.

Из этих данных видно, что отдельные разделы ботаники были представлены в небольшом числе школ, а количество вопросов по ним незначительно. К этому же выводу приводит и более детальное рассмотрение самих разделов. Например, всей группе водорослей было посвящено только 3 вопроса, систематике голосемянных растений — лишь 1, жизни лесного растительного сообщества — 6, лекарственным растениям — 9 вопросов и т. п.

Значительная часть вопросов касалась конкретных названий растений «самых высоких», «самых старых», самых «благоухающих», «цветущих раз в 100 лет» и т. п. Даже правильные, но поневоле односложные ответы на них не отражают знаний по биологии, экологии или систематике называемых объектов. То же следует отнести и к применению различного рода кроссвордов или вопросов: «Какое лекарственное растение носит название глаза птицы и употребляется для лечения глаз?» (96-я школа). Подобные вопросы рассчитаны скорее на тренировку памяти и вряд ли уместны в биологической олимпиаде. Нередко встречались и такие биологически абсурдные вопросы, как например «Юннаты сняли с одного дерева яблони 162 плода. Сколько листьев принимало участие в образовании плодов, когда известно, что для созревания плода яблони необходимо питание от 70 листьев?», «Когда вода не оживляет растение?».

Отдельные учителя допускали грубые биологические ошибки, неправильно формулируя вопросы. Вот некоторые из них: «Когда одуванчик *складывает свой пушистый шарик?*», «Какую роль играет *твердая оболочка мясистых плодов?*», «У какого растения *в одной чашечке* собрано более 1000 цветков?», «Какие *цветы спят* днем, а ночью раскрываются?».

Оценивая письменные ответы учащихся преподаватели порой не учитывали допущенных школьниками ошибок. Приведем только один пример, свидетельствующий об отсутствии правильных представлений у учащихся 7-го класса. На вопрос «Какие приспособления имеют растения сухих мест?» даны ответы: 1) «у кактусов и саксаула *листья мелкие и повернуты к солнцу ребром*, а это уменьшает испарение; у верблюжьей колючки листья *совсем исчезли*, но зато корни хорошо развиты и достигают 30 метров», 2) «у растений, живущих в областях сухого климата, *обязательно* длинные корни, *достигающие до грунтовых вод, или листья превращены в колючки*; к этим растениям относятся кактусы, верблюжьи колючки, *ковыль, полынь. . . у ковыля и полыни очень длинные корни, они достигают до 4 метров в длину*». Оба ответа оценены высшим баллом, хотя и тот и другой содержат ошибки и неточности. Набор растений, которыми оперировали учащиеся разных школ, отвечая на этот вопрос, исчерпывался приведенными примерами.

Около половины самостоятельных работ победителей первого тура, представленных в городское жюри олимпиады (447 из 946 оцененых, т. е. 48.3%), касалась ботанической тематики (см. таблицу).

В каждом виде самостоятельных работ были умело выполненные и оцененные жюри наивысшим баллом. Наряду с этим выявились серьезные недостатки в постановке самостоятельных натуралистических занятий учащихся. Так, более 20% всех самостоятельных работ по разделам ботаники были оценены жюри как очень плохие. Это показывает, что в некоторых школах крайне неудовлетворительно обстоит дело с обучением гербаризации растений. Неправильно собранными (порой без корней и цветков), неумело высушенными, еще хуже оформленными (на листах случайного размера и формы) и без всяких этикеток оказались образцы растений в большинстве рассмотренных гербариев. Из 228 гербариев 52 были оценены как совершенно плохие, 109 содержали грубые ошибки в оформлении и этикетаже и расценены, как слабые, 6 получили оценки «вполне удовлетворительно» и 61 «хорошо» или «отлично». А ведь все они были представлены как конкурсные.

Анализ дневников и отчетов показал, что нередко опытническая работа школьников страдает отсутствием ясно поставленных целей. Опыты закладываются часто без надлежащей (хотя бы трехкратной!) повторности, а нередко и без контроля. Все это не только приводит к неверным результатам опытов и неправильному толкованию наблюдавшихся явлений, но и не воспитывает у учащихся необходимых требований и навыков в выполнении экспериментальной работы. В большинстве случаев дневники назывались краткие, не мотивированные фактами выводы. Из них лишь 8.5% посвящены опытам и наблюдениям, в том числе наблюдениям за растениями в природе — меньше 1%. Дневники, отражающие ход наблюдений и опытов, представляли редкое исключение.

Перечень самостоятельных работ учащихся

Виды работ	Классы				Всего работ
	5-й	6-й	7-й	8-й	
Гербарии	77	92	47	12	228
Отзывы на книги по ботанике	22	17	4	2	45
Ботанические коллекции	19	12	9	1	41
Альбомы и учебные наглядные пособия по ботанике	20	17	1	1	39
Отчеты, дневники ботанических наблюдений и опытов	12	13	9	3	37
Ботанические сообщения и доклады	4	26	5	2	37
Сочинения на ботанические темы	8	3	—	—	11
Ботанические игры	—	8	—	—	8
Ботанические влажные препараты	—	1	—	—	1
Всего	162	189	75	21	447

Анализ письменных ответов второго тура показал отсутствие у многих учащихся знания элементарных биологических понятий, а в ряде случаев и уже пройденного в школе программного материала. Например, на избранный самими шестиклассниками (103 человека) вопрос о растениях-паразитах правильно ответили только 19.6%. Остальные отнесли к паразитам мукор, мухомор, некоторые мхи, пастушью сумку, василек, сурепку и т. п., что показывает отсутствие понятия о важном биологическом явлении — паразитизме. На вопрос «Что такое луковица?» правильно сумело ответить лишь 15% из 162 учащихся 6-го класса. Наиболее обычными ошибками была характеристика луковицы как «видоизмененного корня», «органа размножения», «плода», «запасающего органа» и т. д. Следует отметить, что примеры представителей луковичных растений были обычно правильными и достаточно разнообразными.

Более 65% из 300 участников второго тура школьников 7—8-го классов не сумели правильно оценить значение зеленых растений в жизни природы, сведя его во многих ответах лишь к хозяйственному значению, и только в отдельных случаях упоминали оценку К. А. Тимирязевым роли зеленых растений на Земле.

Для третьего тура олимпиады члены жюри отметили неумение учащихся формулировать свои мысли и давать развернутые ответы на предлагаемые вопросы. Это было одинаково типично и для младшей, и для старших возрастных групп участников. Многие общебиологические понятия оказывались необычайно трудными при их применении на практике. Так, пришлось столкнуться с незнанием или непониманием соподчиненности таксономических единиц (род и вид, семейство и род); вида как основной единицы систематики; ряда простейших понятий из области морфологии (цветок и соцветие, плод и семя) и физиологии растений (роль хлорофилла, микроэлементов) и т. д.

Особенно слабыми оказались натуралистическо-краеведческие знания. Большинство участников олимпиады не могли определить в натуре самые обычные растения нашей флоры. Для многих оказалось проще определить кипарис, чем клюкву, чернику или росянку. В ходе олимпиады выяснилось, что школьники редко или совсем не бывают на экскурсиях в природе (даже в городских парках!), мало знакомятся с растениями родного края. Исключение составляют только юные натуралисты отдельных кружков внешкольных учреждений.

Учащиеся мало читают популярную ботаническую литературу. Перечень прочитанных книг по ботанике участниками чаще всего ограничивался «Занимательной ботаникой» А. В. Цингера, «Путешествием с комнатными растениями», «По следам Робинзона» и «Лечебницей в лесу» Н. М. Верзилина. Список ботанических книг, на которые участники олимпиады писали отзывы или упоминали в своих ответах в ходе ее, содержит всего 21 название популярных работ для школьников, многие из которых имеют серьезные изъяны или явно устарели (например, Лебедев, «Преобразователь природы», Елагин «Золотой колос»).

Из всех 616 участников второго тура олимпиады 61% составляли школьники, не занимающиеся в натуралистических кружках, и 39% — юные натуралисты. Однако во втором туре юные натуралисты в целом показали гораздо лучшие знания, и отсев их был значительно меньше. Так, из 411 человек, отсеявшихся на нем в результате слабых ответов, было 33.6% юных натуралистов и 66.4% не занимающихся в натуралистических кружках. Среди участников третьего тура число юных натуралистов и число не юннатов было уже почти равным. Среди победителей олимпиады, отмеченных дипломами и грамотами, это соотношение сохранилось. Примечательно, что оно установилось таким же и в пределах каждой школьной параллели 5-го, 6-го, 7-го, 8-го классов. Это убедительно говорит о том, что охват натуралистическими кружками школ и внешкольных учреждений Ленинграда явно недостаточен и имеется большой резерв их пополнения серьезно интересующимися биологией учащимися этих классов.

Более успешно проявили себя юннаты зоологических кружков. Из участвовавших

во втором туре было допущено к третьему более 66% и 30% были отмечены как победители олимпиады. Из числа юннатов ботанических кружков, участвовавших во втором туре, к третьему туру был допущен лишь 31%, а отмечено наградами менее 8%.

Анализ ответов юннатов показал, что основными причинами их отсева явились: чрезмерно узкая специализация в кружках, увлечение каким-либо одним узким профилем и порой слабое знание уже пройденного школьниками программного материала по другим разделам биологии.

Наряду с участием в работе юннатских кружков показателем натуралистических интересов и склонностей участников является избрание ими профилей вопросов во втором туре и разделов собеседований в третьем туре олимпиады. Во втором туре на большинство предлагаемых вопросов отвечало не менее 30% участников каждого класса. Исключения составляли вопросы краеведческого содержания, на них отвечало гораздо меньшее число участников (особенно среди учащихся 5—6-го классов). То же следует отнести к вопросам типа: «Что такое фенология?», «Что такое мимикрия, приведите известные вам примеры этого явления» (для учащихся 7—8-го классов) и отдельные вопросы, касающиеся специальных разделов или отдельных систематических групп, рассчитанные на натуралистов-любителей (юных аквариумистов и др.).

В третьем туре наибольшим вниманием участников всех классов пользовались разделы «Дикая флора» (преимущественно профиль — высшие растения) и «Зоология позвоночных» (преимущественно профиль — млекопитающие).

Материалы олимпиады говорят о большом разнообразии интересов и склонностей школьников к биологии, но, с другой стороны, свидетельствуют об общем низком уровне биологических знаний.

Массовое участие в ботанических кружках, большое количество самостоятельных работ по ботанике, большой процент учащихся, избравших ботанические вопросы для ответов и ботанический профиль для собеседования с учеными, мало согласуются с большим процентом плохих работ и слабых ответов.

Единовременный сбор и анализ нескольких сотен работ и ответов учащихся одних и тех же классов из многих школ при одних и тех же критериях оценок не может не отражать общего состояния биологических знаний школьников города.

Ход и результаты олимпиады широко обсуждались ее оргкомитетом и жюри с привлечением актива учителей и ученых города. На основании обобщения сложившихся мнений можно сделать следующие общие выводы.

1) Олимпиады по биологии для школьников при правильной организации и своевременном сборе отчетных материалов, их последующем анализе помогают выявить существующий общий уровень биологических и натуралистических знаний учащихся, состояние (качество) преподавания и внеклассной работы со школьниками.

2) Ленинградская олимпиада школьников по биологии 1964/65 учебного года оказала большую помощь в пробуждении интереса учащихся к изучаемым биологическим предметам, выявила большие потенциальные возможности развертывания более широкой внеклассной и внешкольной натуралистической работы в городе.

3) Серьезные пробелы в биологических знаниях учащихся, выявившиеся в ходе олимпиады, объясняются как плохим качеством существовавших школьных программ по биологии, так и недостатками ее преподавания в ряде школ Ленинграда.

4) Неумение учащихся грамотно излагать даже тот материал, которым они владеют, и развернуто отвечать на поставленные вопросы, вероятно, во многом объясняется излишним увлечением ряда учителей беглыми и фронтальными опросами и недостаточным применением других методов выявления знаний (заслушивание рассказов учащихся, требование полных ответов и т. п.).

5) Основной причиной слабых натуралистических и краеведческих знаний и навыков является отсутствие работы с учащимися в природе, низкий методический уровень постановки опытов и руководства в ведении дневников наблюдений, а также самих наблюдений; несомненно, что содержание проведенной олимпиады (особенно ее городских туров) может послужить критерием требований к званию «Юный натуралист».

6) Школы мало обеспечены доступными определителями, краеведческими руководствами, особенно ботанического содержания; выпускаемые наглядные пособия часто не отвечают научным требованиям (например, многие «Гербарии», изготовляемые фабрикой «Природа и школа»).

7) Научно-популярные книги для школьников не охватывают многих разделов современной биологии (в том числе и ботанической науки), а число изданий невелико; неблагополучно обстоит дело с популяризацией биологических знаний на страницах периодической печати — в газетах и популярных журналах.

8) В помощь учителям и руководителям внешкольных натуралистических кружков целесообразно издание сборников научно обоснованных (по содержанию) и правильно сформулированных вопросов олимпиад и викторин с указанием доступных литературных источников по каждому вопросу и для руководителя, и для учащихся.

9) Ученые биологи вузов и научно-исследовательских учреждений города могут оказать действенную помощь школам и кружкам, однако они, как правило, слабо представляют современное состояние преподавания биологии и внеклассную натуралистическую работу с учащимися, принимают мало участия в популяризации биологических знаний и в оказании помощи учителям и методистам.

Л. А. Кузнецов и *П. П. Митрофанов.*

Педагогический институт им. А. И. Герцена, Ленинград.

(Получено 17 IX 1965).

JANUARY 1966

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

D. K. Zerov. The problems of phylogeny of liverworts (*Hepaticopsida*) 3

I. A. Grudzinskaya. Inflorescences of the species of *Ulmus* L.; their formation, structure and certain problems of their evolution. (8 textfigures) 15

A. N. Ponomarev. Some adaptations to anemophily in *Gramineae*. (3 textfigures) 28

Z. M. Naumenko. The northern limit of the distribution of dahurian larch in the regions adjoining the Kolyma basin. (1 textfigure) 40

V. A. Zaykova. The dependence of the species composition and abundance of mosses in meadow phytocoenoses on the environmental conditions. (2 textfigures) 50

Y. D. Gusev. The flora of the Sarezskiy District of the Badakhshan Region and its affinities with the flora of the Pamirs. (3 textfigures) 64

N. N. Imkhanitzkaya. On the structure of the leaf epidermis in the recent and the fossil representatives of the genus *Sassafras* (*Lauraceae*). (3 plates) 74

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 83

A. M. Yakshina. A contribution to the methods of the determination of respiration rate in the forest regrowth. (7 textfigures). (83).

REPORTS 93

A. K. Yefeykin and **P. S. Smirnov.** Once more on the so-called „different phasic age" of tissues and organs of plants. (1 textfigure) (93). — **B. N. Golovkin.** Morphological variation of bulbiferous plants in the Arcto-Alpine Botanic Garden. (5 textfigures). (95). — **M. I. Paderevskaya.** The peculiar features of innovation buds of geophytes in the Streletzkaya Steppe. (4 textfigures). (100). — **V. L. Vitkovsky.** Some characteristic features of morphogenesis in *Grossularia* Mill. and *Ribes* L. (6 textfigures). (104). — **O. A. Zauralov** and **S. A. Suvorova.** Anatomical structure of nectaries of buckwheat (*Fagopyrum sagittatum* Gilib.), silkweed (*Asclepias cornuti* Decne.) and pumpkin (*Cucurbita pepo* L.). (4 textfigures). (114). — **L. O. Karpachevsky** and **E. P. Meteljtzeva.** A contribution to the history of coniferous forests in Kamchatka. (1 textfigure). (119). — **J. V. Zakharzhevsky.** The yew (*Taxus baccata* L.) in the Karabi-yayla Mts. (Crimea). (124). — **L. I. Krasovsky.** Hardgrass *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link in the Archangelsk Region. (1 textfigure). (126). — **E. S. Nelen.** The micromycetes of the plant formations and communities of the Zeya-Bureya Plain (the Amur Region). (128). — **S. B. Bespayev.** The development of the root system of *Acanthophyllum gypsophiloides* Rgl. under the conditions of cultivation. (4 textfigures). (132). — **M. V. Chulanovskaya.** Photosynthetic coefficient in *Chlorella* at different temperatures. (135).

REVIEWS 139

A. L. Belgard. *O. L. Lypa.* The systematics of higher plants. (1964). (139). — **S. J. Sokolov.** Calendars of nature for the North-West of the U.S.S.R. 1939—1960. (1965). Phenological year-book for 1961. European part of the U.S.S.R. (1965). (141).

OBITUARY 143

N. A. Cheremisinov. To the memory of Isaac Grigoriyevich Beylin (1883—1965). (143).

PERSONALIA 145

T. M. Gold. Vladislav Adolphovich Rotert (1863—1916). (145).

AT THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R. 152

P. J. Petrovsky. On the publications of the Byelorussian Division of the Botanical Society of the U.S.S.R. (152). — **P. J. Petrovsky.** At the Ukrainian Division of the Botanical Society of the U.S.S.R. The foundation of the Scientific-Pedagogical Section of the Ukrainian Division of B. S. and the discussion on the textbook by O. L. Lypa: Systematics of higher plants. (154).

CHRONICLE 155

L. A. Kuznetzov and **P. N. Mitrofanov.** What was revealed by the school biological olympiad in Leningrad. (155).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Д. К. Зеров. Вопросы филогении печеночников (*Hepaticopsida*) 3

И. А. Грудзинская. Соцветия видов *Ulmus* L., формирование, строение и некоторые вопросы эволюции. (С 8 рис.) 15

А. Н. Пономарев. Некоторые приспособления злаков к опылению ветром. (С 3 рис.) 28

З. М. Науменко. Северный предел распространения даурской лиственницы *Larix gmelinii* в приколымских районах. (С 1 рис.) 40

В. А. Зайкова. Видовой состав и обилие мхов в луговых фитоценозах в зависимости от условий среды. (С 2 рис.) 50

Ю. Д. Гусев. Флора Сарезского района Бадахшана и ее связь с флорой Памира. (С 3 рис.) 64

Н. Н. Имханицкая. К строению эпидермы листа современных и ископаемых представителей рода *Sassafras* (*Lauraceae*). (С 3 табл. рис.) 74

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 83

А. М. Якшина. К методике определения интенсивности дыхания у лесного подроста. (С 7 рис.) (83).

СООБЩЕНИЯ 93

А. К. Ефейкин и **П. С. Смирнов.** Еще раз о так называемой стадийной разновозрастности тканей и органов растения. (С 1 рис.). (93). — **Б. Н. Головкин.** Морфологическая изменчивость луковичных растений в Полярно-альпийском ботаническом саду. (С 5 рис.) (95). — **М. И. Падеревская.** Особенности почек возобновления геофитов Стрелецкой степи. (С 4 рис.). (100). — **В. Л. Витковский.** Некоторые особенности морфогенеза у *Grossularia* Mill. и *Ribes* L. (С 6 рисунками.) (104). — **О. А. Зауралов** и **С. А. Суворова.** Анатомическое строение нектарников гречихи *Fagopyrum sagittatum* Gilib., ваточника *Asclepias cornuti* Decne. и тыквы *Cucurbita pepo* L. (С 4 рис.). (114). — **Л. О. Карпачевский** и **Е. П. Метельцева.** К истории хвойных лесов на Камчатке. (С 1 рис.). (119). — **Я. В. Захаржевский.** Тисс *Taxus baccata* L. на Караби-Яйле. (124). — **Л. И. Красовский.** Тростянка *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link в Архангельской области. (С 1 рис.). (126). — **Е. С. Нелен.** Грибы-микромицеты растительных формаций и группировок Зейско-Буреинской равнины (128). — **С. Б. Беспаев.** Развитие корневой системы *Acanthophyllum gypsophiloides* Rgl. в условиях культуры. (С 4 рис.) (132). — **М. В. Чулановская.** Фотосинтетический коэффициент у *Chlorella* в условиях различной температуры. (135).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 139

А. Л. Бельгард. *О. Л. Лыпа.* Систематика вищих рослин. (1964). (139). — **С. Я. Соколов.** Календари природы северо-запада СССР. 1939—1960 гг. (1965). Фенологический ежегодник за 1961 г. Европейская территория СССР (1965). (141).

ПОТЕРИ НАУКИ 143

Н. А. Черемисинов. Памяти Исаака Григорьевича Бейлина. (1883—1965). (143).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 145

Т. М. Гольд. Владислав Адольфович Ротерт. (1863—1916). (145).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 152

П. Я. Петровский. Об издательской деятельности Белорусского отделения Всесоюзного ботанического общества. (152). — **П. Я. Петровский.** В Украинском отделении Всесоюзного ботанического общества. Организация научно-педагогической секции УОБО и обсуждения учебника О. Л. Лыпы «Систематика вищих рослин». (154).

ХРОНИКА 155

Л. А. Кузнецов и **П. Н. Митрофанов.** Что показала олимпиада школьников по биологии в Ленинграде. (155).